Vol. 13 N. 1

1122-13

CARYOLOGIA

Giornale di Citologia, Citosistematica e Genetica
Journal of Cytology, Cytosystematics and Genetics

Fondato
da
ALBERTO CHIARUGI

Editore e Direttore:
EMILIA MESSERI CHIARUGI

Condirettore resp. e Redattore:
FERNANDO FABBRI

Comitato di consulenza scientifica:

EMILIO BATTAGLIA
MARIO BENAZZI
VINCENZO CHIARUGI
GIUSEPPE COLOSI
ROBERTO CORTI
FRANCESCO D'AMATO
ELEONORA FRANCINI CORTI
GIUSEPPE MARTINOLI
ALBINA MESSERI
EMANUELE PADOA
RODOLFO PICHI-SERMOLLI

FIRENZE
INDUSTRIA TIPOGRAFICA FIORENTINA
1960

CARYOLOGIA

NORME PER I COLLABORATORI

CARYOLOGIA è un periodico dedicato alla pubblicazione di ricerche originali di citologia, di citosistematica e di genetica su piante e animali. Ogni Volume viene pubblicato annualmente suddiviso in tre fascicoli e comprende circa 450-500 pagine (*Prezzo di abbonamento per tutti i paesi: Lit. 4800 al Volume*).

Le memorie, gli abbonamenti e la corrispondenza relativa devono essere inviate al seguente indirizzo: Dr. Fernando Fabbri, Redazione di "Caryologia", Via Lamarmora, 4 - Firenze.

MANOSCRITTI - Le memorie possono essere redatte in italiano, in francese o in inglese. Devono essere presentate nella forma definitiva e dattiloscritte. Il nome degli Autori citati nel testo deve essere scritto tutto con lettere maiuscole e deve essere seguito, fra parentesi, dall'anno in cui il lavoro citato è stato pubblicato. La successione delle varie parti della memoria deve seguire quest'ordine: testo della memoria, bibliografia, spiegazione delle eventuali tavole fuori testo, « summary », riassunto; in un foglio a parte deve essere scritta la spiegazione delle eventuali figure nel testo. La bibliografia, elencata sotto forma di lista in ordine alfabetico, deve essere compilata attenendosi *strettamente* ai seguenti esempi:

BRACHET J., 1957. — Biochemical cytology. Academic Press, New York.

CHIARUGI A., 1933a. — La cariologia e le sue applicazioni a problemi di botanica. Atti Soc. Ital. Progr. Sci., 3: 55-92.

—, 1933b. — Osservazioni cariologiche e sistematiche sui generi Kernera e Rhizobotrya (Cruciferae-Thlaspidinae). Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., 40: 63-75.

BOZZE DI STAMPA - L'Autore ha diritto alla correzione delle prime bozze; durante tale correzione potrà apportare al testo solo lievi modifiche. A giudizio della Redazione possono essere inviate all'A. anche le seconde bozze; durante questa correzione però l'A. dovrà limitarsi a correggere i refusi di stampa e non dovrà apportare modifiche al testo. Tutte le altre correzioni vengono eseguite a cura della Redazione.

ILLUSTRAZIONI - Le memorie possono essere corredate da figure nel testo e da tavole fuori testo. Le fotografie destinate alle tavole fuori testo, stampate su carta bianco-lucida e smaltate, devono essere incollate con la maggiore precisione possibile su un cartoncino, in modo da ottenere un rettangolo di 12 × 18 cm., a lato maggiore verticale. Solo eccezionalmente si potranno superare di poco dette misure. Tutte le fotografie di ogni tavola devono essere provviste di un numero progressivo, posto nell'angolo inferiore destro di ogni fotografia.

ESTRATTI - Gli Autori ricevono gratuitamente 50 estratti senza copertina. Possono ottenerne un numero superiore a pagamento: in tal caso dovranno indicarne nelle bozze il numero desiderato, e se essi devono essere con o senza copertina.

Gli Autori sono responsabili per il contenuto e lo stile delle loro memorie.

Alberto Chiarugi

ALBERTO CHIARUGI

Firenze: 20 Novembre 1901 - 25 Febbraio 1960

Alberto Chiarugi fondò « Caryologia » nel 1948 e la diresse per dodici anni diffondendola in tutto il mondo.

Ora che la morte ha troncato prematuramente la sua attività, ho sentito il dovere, quale sua consorte, di mantenere in vita questa sua creatura alla quale Egli era particolarmente attaccato.

Per questo ne ho assunta la Direzione, confortata dal prezioso aiuto ed appoggio di alcuni suoi Allievi ed Amici e dall'affetto del giovane nostro figlio. È nostra intenzione continuare per la strada indicataci da Lui, ispirandoci il più possibile ai suoi principî ed ai suoi metodi.

Emilia Messeri Chiarugi

ELENCO DELLE PUBBLICAZIONI DI ALBERTO CHIARUGI

1 - Un'altra stazione dell'« Aristolochia altissima » Desf. presso Firenze.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1922**: 58, 1922.

2 - L'« Allium moschatum » L. nuovo inquilino della Flora Toscana.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1922**: 73, 1922.

3 - Osservazioni anatomiche sopra i cosidetti stoloni (stolofilli) di « Tulipa silvestris » L
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **30**: 172-199, Tavv. IV-VI, fig. 1, 1923.

4 - Contributo alla conoscenza della Flora del littorale toscano.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1923**: 106-112, 1923.

5 - Embriologia delle Cistaceae. Nota preventiva.
R. Accad. Naz. Lincei, Rendic., Ser. 5, **33**: 103-105, 1924.

6 - Erborizzazioni nella Val Gardena (Alpi Veneto-Tridentine).
Bull. Soc. Botan. Ital., **1924**: 106-120, 1924.

7 - L'origine dello stolofillo dalla foglia cotiledonare e l'evoluzione del sistema vasc
lare per accelerazione basifuga in « Tulipa silvestris » L.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **31**: 177-192, Tav. IV, 1924.

8 - Embriologia delle Cistaceae.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **32**: 223-314, Tavv. VI-XIV, 1924.

9 - Nuova stazione italiana della « Saxifraga cernua » L. e sua distribuzione nella ca
tena alpina.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1925**: 131-140, 1 cart., 1925.

10 - La fioritura della Lemna minor L. nel R. Orto Botanico di Firenze.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1925**: 148, 1925.

11 - Una nuova forma di « Digitalis ferruginea » L.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1925**: 148, 1925.

12 - Illustrazione di casi teratologici.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **33**: 178-207, Tav. I, figg. 13, 1926.

13 - Erborizzazioni in Val Gardena. Seconda Nota.
Archivio per l'Alto Adige, **19**: 1-32, 1926.

14 - Fenomeni di aposporia e di apogamia in « Artemisia nitida » Bertol. Nota pre
ventiva.
R. Accad. Naz. Lincei, Rendic., Ser. 6, **3**: 281-284, 1926.

15 - Hieracia in Valle Gardena ab auctore annis MCMXXIV et XXV lecta.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1926**: 59-64, 1926.

16 - A proposito delle « Lezioni teorico-pratiche di Botanica » del naturalista forlivese P. Cesare Majoli (1746-1823).
Bull. Soc. Botan. Ital., **1927**: 57, 1927.

17 - Itinerari maremmani. I.
Bull. Soc. Botan. Ital., **1926**: 102, 1926. *In coll. con* G. Negri.

18 - Aposporia e Apogamia in « Artemisia nitida » Bertol.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **33**: 501-626, Tavv. III-IX, figg. 2, 1926.

19 - Contributo alla teratologia del genere « Zizyphus ».
Bull. Soc. Botan. Ital., **1926**: 121-124, 1926.

20 - Il gametofito femmineo delle Angiospermae nei suoi vari tipi di costruzione e di sviluppo.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **34**: 7-133, figg. 7, 1927.

21 - Una particolare forma di « Linaria vulgaris » Mill.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **34**: 241, 1927.

22 - Ricerche sulla embriologia delle Asteraceae.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **34**: 717-777, Tavv. VII-IX, figg. 2, 1927.

23 - L'evoluzione delle cellule del tappeto e la formazione del periplasmodio in alcune Asteraceae.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **34**: 783-828, Tavv. X-XII, 1927.

24 - Poliploidia nel genere « Knautia » (Dipsacaceae).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **34**: 864-871, figg. 5, 1927.

25 - Singolare formazione di un meristema avventizio sullo scapo reciso di « Scilla italica ».
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 165-166, 1928.

26 - Un nuovo elemento sardo-corso sul littorale toscano: « Romulea Requienii » Parl., sensu lato.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 292-294, 1928.

27 - Sopra alcune avventizie osservate presso Firenze.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 303-304, 1928. *In coll. con* G. Negri.

28 - Nuova stazione dell'« Ionopsidium Savianum » Ball. (« Bivonaea Saviana » Caruel).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 304, 1928.

29 - Ricerche sui generi « Ionopsidium » Rchb. e « Bivonaea » DC. con speciale riguardo agli endemismi di Toscana e di Spagna.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **34**: 1452-1496, figg. 6, 1928.

30 - History of the distribution in the High Mountains of South-West Europe of « Vitaliana primulaeflora » Bertol. through the analysis of systematic variability of species.
Report of the International Geographical Congress, Cambridge, July 1928, 292-293, 1928.

31 - Anomalie fiorali e disturbi della sessualità nel genere « Cistus ».
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 507-524, figg. 22, 1928.

32 - « Dadoxylon aegyptiacum » Unger, primo campione delle foreste pietrificate del Fezzan.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 403-409, figg. 4, 1928.

33 - Ulteriori notizie sul campione di « Dadoxylon aegyptiacum » Unger del Fezzan.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 583, 1928.

34 - Prime notizie sulle foreste pietrificate della Sirtica.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **35**: 558-566, 1928.

35 - Legni fossili.
Resultati Scientifici della Missione alla Oasi di Giarabub (1926-1927). Parte III: La Paleontologia. R. Soc. Geogr. Italiana, 397-430, Tavv. XLV-XLVII, figg. 46, Roma, 1929.

36 - Ulteriori ricerche sulla « Romulea Requienii » del littorale toscano: « Romulea Requienii » Parl. var. « etrusca » var. nova.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **36**: 191-202, fig. 1, 1929.

37 - Il « Lilium chalcedonicum » L. in Toscana: avventizio o spontaneo?
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **36**: 262-263, 1929. *In coll. con* R. Pampanini.

38 - La presenza in Sardegna di elementi paleoxilologici sahariani.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **36**: 254-258, fig. 1, 1929.

39 - Nuovi reperti del « Palmoxylon libycum » Kräusel nei dintorni di Giarabub.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **36**: 260, 1929.

40 - Contribuzione alla Paleoxilologia dell'Africa. (Contribution to Paleoxilology of Africa).
Compte Rendu, XV International Geological Congress, South Africa, 1929, **II**: 179-182, Tav. I, Pretoria, 1930.

41 - Diploidismo con amfimissia e tetraploidismo con apomissia in una medesima specie: « Nigritella nigra » Rchb.
Boll. Soc. Ital. Biolog. Sperim., **4**: 659-661, 1929.

42 - Anatomia vegetale.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **3**: 137, col. 2, 138, col. 1, Roma, 1929.

43 - Apomissia.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **3**: 697, col. 2, 700, col. 1, Roma, 1929.

44 - Osservazioni embriologiche sulla partenocarpia in « Zizyphus sativa » Gaertn.
Atti Soc. Ital. Progr. Sci., 18ª Riunione, Firenze, Settembre 1929, **2**: 223, Roma, 1930.

45 - Apomissia in « Ochna serrulata » Walp.
Atti Soc. Ital. Progr. Sci., 18ª Riunione, Firenze, Settembre 1929, **2**: 223-224, Roma, 1930.

46 - L'inversione sessuale apomeiotica nelle antere di « Ochna serrulata » Walp. e il suo probabile significato nei riguardi dell'apomissia.
Boll. Soc. Ital. Biolog. Sperim., **5**: 3-6, 1930.

47 - Apomissia in « Ochna serrulata » Walp.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **37**: 1-250, Tavv. I-XVII, figg. 6, 1930. *In coll. con* E. Francini.

48 - Sulla partenocarpia nello « Zizyphus Lotus » Lam.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., **37**: 275, 1930.

49 - Il numero dei cromosomi della « Vitaliana primulaeflora » Bertol. e dell'« Aretia alpina » L.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **37**: 275, 1930.

50 - Una nuova stazione toscana della « Carlina acanthocephala » All. e della « Carlina acaulis » (Rap.).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **37**: 281, 1930.

51 - Una nuova stazione dell'« Asplenium Selosii » Leybold.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **37**: 282, 1930.

52 - Una stazione eterotopica del Faggio presso Siena.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **37**: 282-283, 1930.

53 - Partenocarpia in « Zizyphus sativa » Gaertn.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **37**: 287-312, figg. 21, 1930.

54 - « Vitaliana primulaeflora » Bertol. Studio cariologico, sistematico e fitogeografico.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **37**: 319-368, Tav. XVIII, figg. 4, 1930.

55 - Curriculum Vitae.
Stab. Tip. S. Bernardino, 1-48, Siena, 1930.

56 - Prime note sulla vegetazione forestale della Val Gardena. (Alpi Veneto-Tridentine).
Boll. R. Soc. Geogr. Ital., Ser. 6, **7**: 690-699, 1930.

57 - Karyological and Embryological Research on « Ochna serrulata » Walp. as a contribution to the Apomixis Problem.
Fifth Intern. Botan. Congress (Cambridge, 16-23 August 1930). Report of Proceedings: 258-260, 1931.

58 - Le foreste pietrificate delle nostre Colonie: Resultati acquisiti e programma di ricerche.
Atti I° Congr. Studi Coloniali, R. Ist. Sup. « C. Alfieri », Firenze 8-12 Aprile 1931, 1-9 estr., 1931.

59 - « Palmoxylon tyrrhenicum » Chiar. n. sp., e « Palmoxylon lacunosum » (Ung.) Felix, nuovo elemento paleoxilologico sahariano della Sardegna.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **38**: 475-478, Tav. IX, 1931.

60 - Antonio Bottini (4 Dicembre 1850 - 6 Settembre 1931). Cenno biografico.
Atti Soc. Tosc. Sci. Natur., Processi Verbali, Adunanza del 19 Novembre 1931, **40**: 75-81, 1931.

61 - Sergius Navashin (1857-1930).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **39**: 148-149, 1931.

62 - Cistolito.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **10**: 458, col. 2, 459, col. 1, Roma, 1931.

63 - Clorenchima.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **10**: 620, col. 2, Roma, 1931.

64 - Colleteri.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **10**: 746, col. 1, Roma, 1931.

65 - Cuticola.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **12**: 195, col. 2, Roma, 1931.

66 - Duramen.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **13**: 293, col. 2, Roma, 1932.

67 - La fioritura della « Phyllostachys nigra » Munro nel R. Orto Botanico di Pisa.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **39**: 135-141, 1932.

68 - La fioritura della « Phyllostachys nigra » Munro in Italia durante l'anno 1932.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **39**: 710-711, 1932.

69 - Relazione sull'andamento della Società Botanica Italiana durante il triennio 1930-1932.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **39**: 712-716, 1932.

70 - La cariologia nelle sue applicazioni a problemi di botanica.
Atti Soc. Ital. Progr. Sci., 21ª Riunione, Roma, Ottobre 1932, **3**: 55-92, 1932.

71 - Gamia.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **16**: 358 col. 2, 359 col. 2, Roma, 1932.

72 - Generazione alternante.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **16**: 503 col. 1, 505 col. 1, Roma, 1932.

73 - Viti fossili e viti preistoriche in Italia. (Recensione).
Studi Etruschi, **6**: 1-2 estr., 1932.

74 - Osservazioni cariologiche e sistematiche sui generi « Kernera » e « Rhizobotrya » (Cruciferae-Thlapsidinae).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **40**: 63-75, figg. 3, 1933.

75 - Lo sviluppo del gametofito femmineo della « Weddellina squamulosa » Tul. (Podostemonaceae).
R. Accad. Naz. Lincei, Rendic., Ser. 6, **17**: 1095-1100, figg. 15, 1933.

76 - Legni fossili della Somalia Italiana.
Palaeontographia Italica, **32**, suppl. 1: 97-167, Tavv. IX-XXII, figg. 12-48, 1933.

77 - Paleoxilologia della Somalia Italiana.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **40**: 306-307, 1933.

78 - Sulla ecologia della « Saxifraga cernua » L. al limite meridionale dell'area geografica.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **40**: 572-575, Tav. XVII, 1933.

79 - Tronchi silicizzati di un'alga arborea silurico-devoniana « Nematophyton saharianum » n. sp. nel deserto Libico presso le Oasi di Cufra.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **40**: 590-594, 1933.

80 - Il Giardino alpino « Dialer » al Rifugio Alpe di Siusi sulle Dolomiti Alto-Atesine.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **40**: 471-474, 1933.

81 - Le Jardin et Institut Botanique de Pise.
Guide Itinéraire du Septième Excursion Phytogéographique Internationale, Italie 1934, 12, Tip. Ricci, Firenze, 1934.

82 - Le mont Procinto (Alpes Apuane) et sa flore.
Guide Itinéraire du Septième Excursion Phytogéographique Internationale, Italie 1934, 19-24, Tip. Ricci, Firenze, 1934.

83 - La station de la « Periploca graeca » L. dans la forêt de Pise (Tombolo).
Guide Itinéraire du Septième Excursion Phytogéographique Internationale, Italie 1934, 24-26, Tip. Ricci, Firenze, 1934.

84 - Una tallofita arborea silicizzata del Deserto Libico: « Nematophyton saharianum » n. sp.
R. Accad. d'Italia, Fondazione Alessandro Volta, Viaggi di studio ed esplorazioni. Missione della R. Accademia d'Italia a Cufra, 3: 291-319, Tavv. XXVII-XXIX, Roma, 1934.

85 - Riconoscimento di Cordaitali paleozoiche ad affinità gondwaniche fra i tronchi di Gymnospermae silicizzate del Sahara italiano.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **41**: 435-437, 1934.

86 - Distribuzione dei legni fossili della Libia in base ai recenti ritrovamenti.
Atti del Secondo Congresso di Studi Coloniali, Napoli 5 Ottobre 1934, 262-265, 1934.

87 - Una terza stazione dell'« Ionopsidium Savianum » (Car.) Ball. (Monte Carvoli nei Monti Livornesi).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **41**: 437, 1934.

88 - A proposito della diffusione del « Paspalum dilatatum » Poiret in Italia.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **41**: 791, 1934.

89 - L'« Orobanche Hederae » Vauch parassita della « Tetrapanax papyrifera » Benth. et Hook.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **41**: 445, 1934.

90 - La Partenogenesi sperimentale nelle piante superiori e la sua importanza per le indagini sulla loro costituzione genetica.
Boll. Soc. Ital. Biolog. Sperim., **9**: 1182-1207, figg. 3, 1934.

91 - Oosfera.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **25**: 389 col. 2, Roma, 1935.

92 - Oospora.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **25**: 389 col. 2, Roma, 1935.

93 - Periplasmodio.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **26**: 762 col. 2, 763 col. 1, Roma, 1935

94 - Poliembrionia.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **27**: 643 col. 2, 644 col. 1, Roma, 1935

95 - Polline.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **27**: 707 col. 1, 708 col. 2, Roma, 1935

96 - Resultati dell'analisi pollinica della torbiera del Lago del Greppo nell'Appennino Etrusco.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **42**: 469-471, 1935.

97 - Ugolino Martelli (1860-1934).
Atti Soc. Toscana Sc. Nat., Processi Verbali, **44**: 79-87, foto, 1935.

98 - La scoperta delle « Dipterocarpaceae - Dipterocarpoideae » nel Continente Africano.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **42**: 697-698, 1935.

99 - Ricerche sulla vegetazione dell'Etruria Marittima. Premessa.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **43**: 1-2, 1936.

100 - Ricerche sulla vegetazione dell'Etruria Marittima. I. - Cicli forestali postglaciali nell'Appennino Etrusco attraverso l'analisi pollinica di torbe e depositi lacustri presso l'Alpe delle Tre Potenze e del M. Rondinaio.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **43**: 3-61, Tav. 1, figg. 12, 1936.

101 - Ricerche sulla vegetazione dell'Etruria Marittima. III. - L'indigenato della « Picea excelsa » Lk. nell'Appennino Etrusco.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **43**: 131-166, Tav. II, figg. 7, 1936.

102 - Sterilità.
Enciclopedia Italiana dell'Istituto G. Treccani, **32**: 718 col. 2, 719 col. 1, Roma, 1936.

103 - Prime notizie sui cicli forestali postglaciali nell'Appennino Lucano.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **44**: 624-627, 1937.

104 - Le ricerche italiane durante l'anno XIV E. F. nel campo della Botanica e delle scienze affini.
Atti Soc. Ital. Progr. Sci., 25ª Riunione, Tripoli 1-7 Novembre 1936, 1-32 estr., Roma, 1937.

105 - Sul limite boreale dell'area geografica del « Geranium argenteum » L. nelle Dolomiti Occidentali.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **44**: 635-640, 1937.

106 - Contributo alla cariologia delle Cistaceae.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **44**: 641, 1937.

107 - I problemi della Genetica studiati nel mondo vegetale.
Boll. Soc. Ital. Biolog. Sperim., **12**: 513-539, figg. 2, 1937.

108 - Flora (delle Dolomiti Occidentali).
Club Alpino Italiano e Touring Club Italiano. Guida dei Monti d'Italia: E. Castiglioni, *Odle, Sella, Marmolada*, 38-45, Roma-Milano, 1937.

109 - I primi cinquant'anni di vita della Società Botanica Italiana. Relazione.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **45**: XXII-XXIV, tre diagr., 1938.

110 - Un particolare tipo di pneumatodi nelle drupe di « Erythea edulis » S. Vatson (Palmae).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **45**: CXXIV-CXXXIII, Tav. 5, 1938.

111 - Monoicismo di un esemplare di « Torreya nucifera » (L.) Sieb. et Zucc. (Taxaceae).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **45**: 417-418, 1938.

112 - La vegetazione dell'Appennino nei suoi aspetti d'ambiente e di storia del popolamento montano (Riassunto).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **45**: 590-593, 1938.

113 - L'eredità in Patologia Vegetale.
IV Congresso Intern. di Patologia Comparata, Roma 15-20 Maggio 1939. Vol. I: 155-210 (Relazioni), Stucchi, Milano, 1939.

114 - Uno spadice anomalo di « Arum italicum » Mill.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **46**: 375, fig. 1, 1939.

115 - Giuseppe Stefanini. Parole pronunciate dal prof. Alberto Chiarugi il 9 Febbraio 1939-XVII.
Atti Soc. Toscana Sc. Nat., Memorie, **47**: VIII-XI, 1939.

116 - Ricerche sulla vegetazione dell'Etruria Marittima. I-VII. Recensione.
Revue de Géologie et des Sciences connexes, **19**: 506-510, Liège, 1939.

117 - La vegetazione dell'Appennino nei suoi aspetti d'ambiente e di storia del popolamento montano.
Atti Soc. Italiana Progr. Sc., 27ª Riunione, 4-11 Settembre 1938, **6**: 1-37, Roma, 1939.

118 - Nota sulla cariologia del caffè d'Etiopia (« Coffea arabica » L.).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **47**: 515-518, figg. 8, 1940.

119 - Sul numero dei cromosomi della « Primula Palinuri » Petagna.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **47**: 519, 1940.

120 - Presentazione di un caso di diafisi fioripara di Rosa.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **47**: 537-538, fig. 1, 1940.

121 - Per la protezione dell'« Abies nebrodensis » Mattei.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **48**: 668, 1941.

122 - L'Erbario di Giovanni Arcangeli al R. Istituto Botanico di Pisa.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **49**: 128, 1942.

123 - Diagnosi del genere « Palaeocodium » della Famiglia delle Codiaceae rinvenuto nel Paleozoico del Deserto Libico.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **52**: 84-85, fig. 1, 1945.

124 - Contributo alla citogenetica del genere « Jonopsidium » (Cruciferae).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **52**: 93-94, fig. 1, 1945.

25 - Enrico Carano (18-VIII-1877 - 23-XII-1943).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **52**: 102-117, 1945.

26 - « Palaeocodium saharianum » n. gen., n. sp., nuova Codiacea paleozoica del Deserto Libico.
Palaeontographia Italica, **41**: 121-130, Tav. IX, figg. 2, 1947.

27 - Una forma di « Cistus monspeliensis × C. salvifolius » Loret et Barradon (= « C. Florentinum » Lam.) del tutto priva di semi.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **55**: 320-322, fig. 1, 1948.

28 - La comparsa a Pisa della « Claviceps Paspali » Stev. et Hall. su « Paspalum » Poiret.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **56**: 646, 1949.

29 - Saggio di una revisione cito-sistematica della Flora Italiana. I: Il tetraploidismo della « Bellevalia Webbiana » Parl. e il suo diritto di cittadinanza nella Flora Italiana.
Caryologia, **1**: 362-377, Tavv. XI-XII, figg. 4, 1949.

30 - Sulla flora fossile a Lepidodendrales del Fezzan. II. - Florula a Lepidodendrales del Fezzan.
Palaeontographia Italica, **45**: 77-84, Tavv. XII, 1949.

31 - Numeri di cromosomi di Liliaceae.
Caryologia, **3**: 148, 1950.

32 - La poliploidia della generazione aploide femminile delle Fanerogame.
Caryologia, **3**: 149-155, 1950.

33 - Un italiano fin dal 1889 osservò l'azione della colchicina sulla mitosi.
Caryologia, **3**: 260-262, 1950.

34 - Intervento al « Convegno su i Problemi biologici della sessualità ».
Accademia Nazionale dei Lincei, 10-11 Marzo 1950.

35 - Le epoche glaciali dal punto di vista botanico.
Accademia Nazionale dei Lincei. Problemi Attuali di Scienza e di Cultura, Quaderno **16**: 55-110, figg. 17, 1950.

36 - Centro di studio per la citogenetica vegetale. Attività svolta durante gli anni 1947-48, 1948-49, 1949-50.
La Ricerca Scientifica, **20**: 1417-1441, 1950.

37 - L'Herbarium Horti Botanici Pisani nel ventennio 1930-1950. Relazione.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **57**: 640-645, 1950.

138 - Università di Firenze. Istituto di Botanica.
Il Giornale dell'Università, **11**: 1-5, 1951.

139 - Biagio Longo (1872-1950).
Atti Soc. Toscana Sc. Nat., **58**: 1-4, 1951.

140 - « Acanthus mollis » L. forma « pallida » n. f.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **59**: 174, 1952.

141 - La Costiera Amalfitana.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **59**: 441-446, figg. 8, 1952.

142 - La « Primula Palinuri » Petagna il celebre endemismo della costa tirrenica della Lucania.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **59**: 465-466, 1952.

143 - Il fondamento anatomico dell'accrescimento nei metafiti.
Accademia Nazionale dei Lincei. Problemi attuali di Scienza e di Cultura. Quaderno **28**: 172-252, 1952.

144 - Centro di studio per la citogenetica vegetale. Attività svolta durante gli anni 1950-51 e 1951-52.
La Ricerca Scientifica, **23**: 51-56, 1953.

145 - Adumbratio Florae Aethiopicae. I. - Introductio.
Webbia, **9**: 1-8, 1953.

146 - Sulla priorità di fondazione degli Orti Botanici di Padova e di Pisa.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **60**: 683-684, 1953.

147 - Le date di fondazione dei primi Orti Botanici del Mondo: Pisa (estate 1543); Padova (7 Luglio 1545); Firenze (1° Dicembre 1545).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **60**: 785-839, figg. 17, 1953.

148 - Escursione Sociale al M. Terminillo e al Parco Nazionale d'Abruzzo. 30 Luglio - 2 Agosto 1953. Relazione.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **60**: 858-885, figg. 19, 1953. In coll. con G. Montelucci e G. Lusina.

149 - Per l'istituzione di Cattedre di ruolo di Fisiologia Vegetale. Lettera aperta all'On. Ministro della P. I.
Il Giornale dell'Università, **3-4**: 65-66, 1953.

150 - Lorenzo Senni (1879-1954).
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **61**: 109-111, 1954.

151 - La poliploidia somatica nelle piante.
Caryologia, suppl. al **6**: 488-520. « *Atti del 9° Congresso Intern. di Genetica* », *Bellagio, Italia (1953)*, 1954.

152 - I Giardini alpini e la sperimentazione sul miglioramento genetico delle piante officinali.
Atti del IV Congresso Nazionale di Erboristeria. Riv. Ital. Ess., Prof., Piante Off., Olii Vegetali, Saponi, Dicembre 1954, 626-634, 1954.

153 - Citogenetica Forestale.
Annali Accad. Ital. Sc. Forestali, **3**: 27-77, 1955.

154 - VIII Congresso Internazionale di Botanica (Parigi, 1-14 Luglio 1954).
La Ricerca Scientifica, **25**: 373-377, 1955.

155 - Escursione Sociale in Calabria. 29 Maggio - 2 Giugno 1955. Relazione.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **62**: 505-544, figg. 33, 1955. *In coll. con* G. Sarfatti e G. Gramuglio.

156 - Presentazione del Volume XI di « Webbia. Raccolta di scritti botanici ».
Accademia Nazionale dei Lincei, Rendic., Cl. Sc. Fis., Matem. e Nat., Ser. 8, **20**: 695-700, 1956.

157 - Escursione Sociale in Brianza e alle Grigne. Relazione.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **63**: 426-437, figg. 4, 1956.

158 - « Primula Palinuri » Petagna. Posizione sistematica e significato fitogeografico attraverso l'indagine citogenetica.
Webbia, **11**: 861-888, Tavv. LIII-LV, figg. 19, 1956.

159 - Nel primo centenario della morte di Phillip Barker Webb, 1854-1954.
Webbia, **11**: IX-XXXI, Tavv. 2, 1956.

160 - Centro di studio per la citogenetica vegetale. Attività svolta durante gli anni 1952-1957.
La Ricerca Scientifica, **27**: 3265-3291, 1957.

161 - Nel quarto centenario della morte di Luca Ghini, 1490-1556.
Webbia, **11**: IX-XXXI, Tavv. 2, 1956.

162 - Les Dolomites. Aperçu sur la flore et la végétation des Dolomites Occidentales.
Guide Itinéraire de la Onzième Excursion Phytogéographique Internationale. Alpes Orientales, 1956, 65-78, figg. 22, 1957.

163 - Les Lacs de « La Brianza ». Le « Gruppo delle Grigne ». Le Lac d'Iséo.
Guide Itinéraire de la Onzième Excursion Phytogéographique Internationale. Alpes Orientales, 1956, 11-25, 46-47, figg. 4, 1957.

164 - Biagio Longo. (4 Febbraio 1872 - 29 Novembre 1950).
Accademia Nazionale dei Lincei, Rendic., Cl. Sc. Fis., Mat. e Nat., « Necrologi di Soci defunti nel decennio Dicembre 1945 - Dicembre 1955 », fasc. **1**: 47-58, 1957.

165 - Presentazione di « Una carta geobotanica dell'Africa Orientale (Eritrea, Etiopia e Somalia) ».
Accademia Nazionale dei Lincei, Rendic., Cl. Sc. Fis., Matem. e Nat., Ser. 8, **23**: 1-2, 1957.

166 - Lezioni di Fisiologia Vegetale tenute nell'Università di Firenze dai proff. Alberto Chiarugi e Ornella Vergnano negli anni accademici 1952-53, 1955-56.
Casa Editrice Universitaria, Firenze, 1957.

167 - Studio monografico sul Castagno nella Provincia di Lucca di: Borelli O., Breviglieri N., Cecconi C., Ciampi C., Morandini R., Pettinà A. (Recensione).
Webbia, **13**: 668-669, 1958.

168 - Ricerche sulla vegetazione dell'Etruria. XI: Una seconda area relitta di vegetazione spontanea di Pigella (« Picea excelsa » Lk.) sull'Appennino Settentrionale.
Nuovo Giorn. Botan. Ital., n. s., **65**: 23-42, figg. 14, 1958.

169 - Un secondo reperto in Toscana del « Myriostoma coliforme » (Dicks.) Corda.
Webbia, **14**: 73-80, Tav. I, 1958.

170 - Lezioni di Fisiologia Vegetale tenute nell'Università di Firenze dai proff. Alberto Chiarugi e Ornella Vergnano nell'anno accademico 1957-58.
Casa Editrice Universitaria, Firenze, 1958.

171 - La selezione genetica degli alberi nel quadro della protezione della natura.
La Ricerca Scientifica, **29**: 103-106. « *Congresso Nazionale per la Protezione della Natura* », 1959.

172 - Centro per lo studio della flora e della vegetazione italiana. Attività svolta durante il decennio 1947-1957.
La Ricerca Scientifica, **29**: 947-986, 1959.

173 - Tavole cromosomiche delle Pteridophyta.
Caryologia, **13**: 27-150, 1 Tabella, 1960.

174 - L'evoluzione del sistema genetico a livello sopraspecifico.
(*Simposio « Evoluzione e Genetica » dell'Accademia Nazionale dei Lincei, Aprile 1959*). Roma, 1960 (*In corso di stampa*).

INDICI DEI VOLUMI DI "CARYOLOGIA"

PUBBLICATI SOTTO LA DIREZIONE DI ALBERTO CHIARUGI

Volume I **Numero 1** **Ottobre 1948**

Battaglia E., Ricerche sulla parameiosi restituzionale nel genere *Taraxacum* (106 fig.) (pp. 1-47). — D'Amato F., Autotetraploidia spontanea in *Allium Cepa* L. (1 fig.) (p. 48). — D'Amato F., Ricerche sull'attività di alcuni composti organici con particolare riguardo alla colchicino-mitosi e agli effetti tossici (pp. 49-78). — Sermonti G., Osservazioni sul cariogramma di *Sisyrinchium striatum* (2 fig.) (pp. 79-82). — Avanzi M. G., Osservazioni citoembriologiche su *Ammobium alatum* R. Br. (Asteraceae) (24 fig.) (pp. 83-91). — Lepori N. G., Mutazione esaploide in una Planaria della Sardegna appartenente al genere *Dugesia* (10 fig.) (pp. 92-101). — Martinoli G., Nota sulla cariologia della *Bellevalia sessiliflora* (Viv.) Kth. (5 fig.) (pp. 102-106). — D'Amato F., Mutazioni cromosomiche spontanee in *Nothoscordum fragrans* Kunth. (pp. 107-108).

Volume I **Numero 2** **Maggio 1949**

D'Amato F., Preprophase inhibition of mitosis in root meristems (pp. 109-121). — Martinoli G., Cariologia comparata del *Pancratium maritimum* L. e del *Pancratium illyricum* L. in rapporto alla validità del genere *Halmyra* (6 fig.) (pp. 122-130). — Barigozzi C., La struttura e il numero dei cromosomi di *Ascaris megalocephala* Cloquet durante la spermatogenesi (23 fig.) (pp. 131-143). — Battaglia E., Mutazioni cromosomiche in *Scilla peruviana* L. (Tav. I-IV e 19 fig.) (pp. 144-174). — D'Amato F., Avanzi M. G., Studio comparato dell'attività citologica di alcune essenze (pp. 175-193). — D'Amato F., Resultati di una analisi cario-embriologica in una popolazione di *Nothoscordum fragrans* Kunth. (2 fig.) (pp. 194-200). — D'Amato F., Sull'attività mutagena e sul tipo di mutazioni cromosomiche indotte dall'acenaftene (Tav. V) (pp. 201-208). — D'Amato F., Sull'impiego del gammesano come agente poliploidizzante (pp. 209-222). — D'Amato F., Early influence of M-inositol and sugars on gammexane induced C-mitosis (pp. 223-228). — Battaglia E., Sull'azione citologica dell'etil-carbamato (uretano) e del ciclo-esil-carbamato (Tav. VI e 1 fig.) (pp. 229-247). — Battaglia E., Agglutinazione cromosomica (« stickiness ») quale causa di eccezionali condizioni nucleari nelle cellule del tappeto di *Crepis Zacintha* (L.) Babc. (81 fig.) (pp. 248-268). — Battaglia E., Diploidia e triploidia in *Sternbergia lutea* Ker.-Gawl. (Tav. VII e 6 fig.) (pp. 269-279). — Lepori N. G., Ricerche sulla ovogenesi e sulla fecondazione nella planaria *Polycelis nigra* Ehrenberg, con speciale riguardo all'ufficio del nucleo spermatico (20 fig.) (pp. 280-295).

Volume I **Numero 3** **Agosto 1949**

Colombo G., Contributo allo studio del nucleo durante le prime fasi dello sviluppo embrionale degli Anfibi (Tav. VIII-IX e 1 fig.) (pp. 297-320). — Benazzi-Lentati G., Su alcune caratteristiche cariologiche di *Dugesia* della Sardegna (razze V e G e discendenti del loro incrocio) (6 fig.) (pp. 321-326). — D'Amato F., Prophase poisoning by chemical agents (pp. 327-328). — Martinoli G., Ricerche cito-tassonomiche sui generi *Urginea* e *Scilla* della flora sarda (Tav. X e 18 fig.) (pp. 329-357). — D'Amato F., The effect of m-inositol on C-mitosis and C-tumor reaction, (with 1 fig.) (pp. 358-361). — Chiarugi A., Saggio di una revisione cito-sistematica della Flora Italiana. I: Il tetraploidismo della *Bellevalia Webbiana* Parl. e il suo diritto di cittadinanza nella Flora Italiana (Tav. XI-XII e 4 fig.) (pp. 362-377). — D'Amato F., Biotipi cariologici ed embrionia avventizia in *Nothoscordum fragrans* Kunth. (2 fig.) (pp. 378-380).

Volume II **Numero 1** **Dicembre 1949**

Battaglia B., Omodeo P., Ricerche istochimiche sugli acidi nucleinici nella spermatogenesi dei Lumbricidi (1 fig.) (pp. 1-12). — D'Amato F., Attività citologica del dimercaptopropanolo (BAL) e del metilarsinato di sodio (arrhenal) e loro azioni combinate

(pp. 13-22). — Battaglia E., L'alterazione della meiosi nella riproduzione apomittica di *Chondrilla juncea* L. (23 fig.) (pp. 23-30). — D'Amato F., Avanzi M. G., Primo contributo alla conoscenza dell'attività citologica e fisiologica delle sostanze di crescita sul testo *Allium Cepa* (Tav. I e 2 fig.) (pp. 31-54). — Dolcher T., Sulla cariologia di *Spinacia turkestanica* M. M. Iljin (12 fig.) (pp. 55-59). — D'Amato F., Studio citologico ed embriologico di *Bowiea volubilis* Harv. (Tav. II, 1 grafico e 12 fig.) (pp. 60-70). — D'Amato F., Triploidia e apomissia in *Statice oleaefolia* Scop. var. *confusa* Godr. (43 fig.) (pp. 71-84). — Battaglia E., Nuove mutazioni cromosomiche in *Scilla peruviana* L. (Secondo contributo) (Tav. III-V e 8 fig.) (pp. 85-100). — D'Amato F., Agglutinazione cromosomica (« stickiness ») quale effetto citologico di due composti cromici (Tav. VI) (pp. 101-110). — Avanzi M. G., Il numero cromosomico di specie e varietà di *Solanum* oriunde del Chile (pp. 111-112).

Volume II **Numero 2** **Marzo 1950**

Papi F., Ricerche cariologiche sui Rabdoceli. I: Sopra alcuni rappresentanti della Fam. Typhoplanidae (Tav. VII e 12 fig.) (pp. 113-126). — Dolcher T., Studio cariologico di alcune specie del genere *Crinum* con osservazioni sull'agglutinazione cromosomica spontanea e fenomeni citologici concomitanti (25 fig.) (pp. 127-142). — Lopane F., Studio quantitativo dell'attività citologica di alcuni composti organici (pp. 143-159). — D'Amato F., Occasionale comparsa di radici altamente poliploidi in un bulbo di Cipolla (4 fig.) (pp. 160-164). — Battaglia E., L'alterazione della meiosi nella riproduzione apomittica dell'*Erigeron Karwinskianus* DC. var. *mucronatus* DC. (Asteraceae) (pp. 165-204). — Avanzi M. G., Endomitosi e mitosi a diplocromosomi nello sviluppo delle cellule del tappeto di *Solanum tuberosum* L. (Tav. VIII e 25 fig.) (pp. 205-222). — Battaglia E., Osservazioni sull'azione citologica di alcune sostanze coloranti (pp. 223-228). — D'Amato F., Studio statistico dell'attività mutagena dell'Acridina e derivati (Tav. IX-XIII, 4 tabelle, 2 figure e 9 grafici) (pp. 229-297). — Battaglia E., Sui fenomeni endomitotici: una precisazione terminologica (1 fig.) (pp. 298-300).

Volume II **Numero 3** **Giugno 1950**

Lepori N. G., Ciclo cromosomico con poliploidia, ginogenesi ed endomitosi in popolazioni italiane di *Polycelis nigra* Ehrenberg (9 fig.) (pp. 301-324). — Battaglia E., Effetti citologici del desossiribonucleinato sodico, dell'acido ribonucleinico e del ribonucleinato sodico (3 fig.) (pp. 325-338). — Dolcher T., Sulla costituzione cariologica dei tessuti differenziati delle Leguminose (Tav. XIV e 4 fig.) (pp. 339-360). — D'Amato F., Notes on the chromosome breaks induced by pure gammexane (4 fig.) (pp. 361-364). — Pardi L., Sui primi processi dello sviluppo nelle uova fecondate di femmine tetraploidi-partenogenetiche di *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidopt.-Psychidae). Nota preliminare (2 fig.) (pp. 365-369). — Pubblicazioni del « Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale » del Consiglio Nazionale delle Ricerche, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi: N. 1-50 (pp. 370-372).

Volume III **Numero 1** **Settembre 1950**

Jakowska S., Nigrelli Ross F. and Goldsmith E. D., Growth responses in *Allium Cepa*. Studies with 4-amino-pteroylglutamic acid (with 1 fig.) (pp. 1-10). — D'Amato F., Differenziazione istologica per endopoliploidia nelle radici di alcune Monocotiledoni (Tav. I-III) (pp. 11-26). — Giacomelli A. M., Grandezze nucleari e cromosomiche dell'epitelio branchiale durante l'accrescimento di *Amblystoma* (Tav. IV e 8 fig.) (pp. 27-46). — Battaglia E., Sulla terminologia dei processi meiotici. 2° contributo: meiosi nei Coccidi (Coccidae-Homopthera) (7 fig.) (pp. 47-71). — Martinoli G., Studio cariologico della *Gagea Soleirolii* F. Schultz (4 fig.) (pp. 72-78). — Battaglia E., Considerazioni sopra i più noti reperti di « fenomeni meiotici » in tessuti somatici (1 fig.) (pp. 79-112). — Giuffrida C., Mutazioni genomatiche in *Urginea maritima* (17 fig.) (pp. 113-125). — Battaglia E., Mutazioni cromosomiche in *Scilla peruviana* L. (Terzo contributo) (Tav. V-VIII e 32 fig.) (pp. 126-147). — Chiarugi A., Numeri di cromosomi di Liliaceae (p. 148).

Volume III **Numero 2** **Dicembre 1950**

CHIARUGI A., La poliploidia della generazione aploide femminile delle Fanerogame (pp. 149-155). — MARTINOLI G., Contributo alla cariologia del genere *Ornithogalum* (6 fig.) (pp. 156-164). — AVANZI M. G., Frequenza e tipi di aberrazioni cromosomiche indotte da alcuni derivati dell'α-naftalene (14 fig.) (pp. 165-180). — BENAZZI LENTATI G. e NARDI O., La spermatogenesi in due biotipi di *Dugesia benazii* della Sardegna (9 fig.) (pp. 181-199). — AVANZI M. G., Osservazioni sul ciclo nucleolare in *Cassia acutifolia Delile* (1 fig.) (pp. 200-203). — SARÀ M., Sui cromosomi di *Telmatoscopus albipunctatus*, con alcuni dati su quelli di *Telmatoscopus ustulatus* (Diptera Psychodidae) (8 fig.) (pp. 204-210). — D'AMATO F., Mutazioni clorofilliane nell'orzo indotte da derivati acridinici (2 Tab.) (pp. 211-220). — MAUGINI E., Ricerche cito-embriologiche sul genere *Piper* (43 fig.) (pp. 221-233). — AVANZI M. G., Osservazioni sull'attività citologica di alcuni composti chimici (1 fig.) (pp. 234-248). — D'AMATO F., Recenti acquisizioni nel campo della chemio-genetica: I prodotti del ricambio organico come agenti mutageni (pp. 249-259). — CHIARUGI A., Un Italiano fin dal 1889 osservò l'azione della colchicina sulla mitosi (pp. 260-262).

Volume III **Numero 3** **Maggio 1951**

LÖVE A., Taxonomical Evaluation of Polyploids (pp. 263-284). — D'AMATO F., Mutazioni cromosomiche spontanee in plantule di *Pinus sativum* L. (1 tab.) (pp. 285-293). — GORI C., Persistenza del nucleolo durante la mitosi in *Reseda odorata* L. (14 fig.) (pp. 294-298). — D'AMATO F., Chromosome Breakage by Brilliant Cresil Blue (6 fig.) (pp. 299-304). — BOYES J. W. and BATTAGLIA E., Embryo-sac Development in the *Plumbaginaceae* (pp. 305-310). — D'AMATO F., Nuovi dati sull'attività mutagena dei derivati dell'Acridina (3 fig. e 2 tab.) (pp. 311-326). — CATELANI R., Ricerche cito-embriologiche su *Rudbeckia pinnata* Vent. (17 fig.) (pp. 327-335). — LEONCINI M. L., Biotipi cariologici e sistematici di *Caltha* in Italia (7 fig.) (pp. 336-350). — AVANZI M. G., Ricerche sulla poliploidia somatica nei tessuti differenziati della radice di alcune Graminacee (Tav. IX-X) (pp. 351-369). — TARABUSI T., Rotture cromosomiche indotte dagli α-alogeno derivati del naftalene e dalla β-naftochinolina (7 fig.) (pp. 370-380). — BATTAGLIA E., Accorgimenti nella tecnica citologica relativa alla reazione di Feulgen (pp. 381-383). — Pubblicazioni del « Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale » del Consiglio Nazionale delle Ricerche, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi: N. 51-100 (pp. 384-386).

Volume IV **Numero 1** **Dicembre 1951**

SINISCALCO M., Sulle variazioni morfologiche ed istochimiche del nucleo e del citoplasma nelle cellule secretrici di *Anilocra physodes* (Crust. Isopod.) (Tav. I e 3 fig.) (pp. 1-24). — MONTEFOSCHI S., Ricerche sulla funzione delle cellule follicolari e sulla sua relazione con la spermatogenesi in *Anilocra* (Crust. Isopod.) (Tav. II e 14 fig.) (pp. 25-43). — LOPANE F., Sul numero cromosomico di *Periploca graeca* L. (Asclepiadaceae) (3 fig.) (pp. 44-46). — COLOMBO G., Osservazioni quantitative sulle variazioni della lunghezza dei cromosomi nella mitosi e nella meiosi (Tav. III) (pp. 47-57). — DOLCHER T., La meiosi e lo sviluppo del gametofito nell'ovulo di *Sambucus nigra* L. (Caprifoliaceae) (74 fig.) (pp. 58-76). — DASS C. M. S., Meiosis in two members of the family Napidae (Hemiptera-Heteroptera) (with 6 fig. and Plate IV) (pp. 77-85). — MARTINOLI G., Studio cariologico sul genere *Ruscus* (Asparagaceae) (6 fig. e 4 tab.) (pp. 86-97). — PARMENTIER R. et DUSTIN P. Jr., Reproduction esperimentale d'une anomalie particulière de la metaphase des cellules malignes (metaphase « a trois groupes ») (avec Planches V et VI) (pp. 98-109). — BERGER C. A., WITKUS E. R. and JOSEPH T. C., Tapetal cell and meiotic division in *Antirrhinum majus* L. and *Linaria vulgaris* Hill. (with Plates VII and VIII) (pp. 110-114). — D'AMATO F., Endopolyploidy in differentiated plants tissues (pp. 115-117). — IX International Congress of Genetics (p. 118). — NOTIZIE (p. 119). — D'AMATO F., The formula of phospine (Errata Corrige) (p. 120).

Volume IV **Numero 2** **Giugno 1952**

D'AMATO F., New evidence on endopolyploidy in differentiated plant tissues (with Plates IX-XI) (pp. 121-144). — MONTEFOSCHI S., Metabolismo degli acidi nucleinici nell'ovo-

genesi di *Anilocra physodes* (Crust. Isopod.) (Tav. XII-XIII e 5 fig.) (pp. 145-172). — Omodeo P., Cariologia dei *Lumbricidae* (Tav. XIV-XV e 27 fig.) (pp. 173-275). — Gori C., Studi citologico sull'effetto mutageno della « essenza di Reseda » (3 fig.) (pp. 276-280). — Jakowska S. and Nigrelli R. F., Further studies on atypical blood elements in anemi newts. *Triturus viridescens* (with Plate XIV) (pp. 281-288). — Keck K. and Hoffmann Ostenhof O., Chromosome fragmentation in *Allium Cepa* induced by seed extracts o *Phaseolus vulgaris* (with Plate XVII) (pp. 289-294). — Maugini E., Ricerche citogenetich sulle antere dei due ibridi di *Pyrus* e dei loro genitori (Tav. XVIII-XXV e 7 fig.) (pp. 295 310).

Volume IV **Numero 3** **Novembre 195**

D'Amato F., Polyploidy in the differentiation and function of plant tissues and cells A critical examination of the literature (pp. 311-358). — Esposito Seu M. e Maugini E. Osservazioni sul cariogramma di *Endymion hispanicus* (Mill.) Chouard subsp. *campanu latus* Parl. (Liliaceae) (Tav. XXVI e 6 fig.) (pp. 359-366). — Leoncini M. L., Nuove osser vazioni cariologiche sul gen. *Caltha* (8 fig.) (pp. 367-371). — Mariani P., L'azione di escret fungini sulla funzionalità delle cellule radicali (2 fig.) (pp. 372-387). — D'Amato F. Further investigations on the mutagenic activity of Acridines (XXXIII-LI) (with Plat XXVII and 2 fig.) (pp. 388-413). — Notizie (p. 414).

Volume V **Numero 1** **Marzo 195**

D'Amato F., The problem of the origin of spontaneous mutations (pp. 1-13). — Shav G. W., Guanidine Nitrate in the Allium Test (with 6 figures) (pp. 14-24). — Scarascia G M., Sviluppo del tappeto dell'antera in *Nicotiana Tabacum* L. var. *Bright* (Tav. I-II (pp. 25-42). — Battaglia E., Esiste un tipo cromosomico con « centromero nucleolare » i *Nerine undulata* Herb.? (Tav. III e 8 fig.) (pp. 43-51). — Martinoli G., Effetti citologic indotti da raggi X su meristemi apicali di *Scilla obtusifolia* Poir. (Tav. IV-VI e 2 fig. (pp. 52-85). — Datta P. C., Cytological investigation on the three common Indian specie of *Rumex* and an interpretation of their phylogeny (with Plates VII-IX) (pp. 86-100). — Maugini E., Osservazioni cariologiche su *Narcissus italicum* Ker. Gawl. (Amaryllidaceae (7 fig.) (pp. 101-112). — Battaglia E., Mutazioni cromosomiche in *Tritelia uniflora* Lindl (Tav. X e 2 fig.) (pp. 113-122). — Papi F., Ricerche cariologiche sui Rabdoceli. I: La meio si nella linea germinale maschile di *Opistomum pallidum* O. Schm. (Tav. XI e 28 fig (pp. 123-132). — D'Amato-Avanzi M. G., Nuove osservazioni sulla persistenza del nucleol durante la mitosi nel genere *Cassia* (pp. 133-135). — VIII International Congress o Botany (p. 136).

Volume V **Numero 2** **Luglio 195**

Ranzoli F., Osservazioni citometriche e citochimiche sul comportamento dei nucleo nell'ovogenesi di *Patella coerulea* L. (Tav. XII-XIII e 6 fig.) (pp. 137-158). — Bhatt charjee S. K., Cytogenetics of the *Lens esculenta* Moench. (with Plate XIV and 11 fig (pp. 159-166). — Maugini E., Ricerche cito-sistematiche su *Scilla Hughii* Tin. (Liliaceae (Tav. XV-XVII e 6 fig.) (pp. 167-177). — Martinoli G., Studio cariologico ed ecologico dell *Phyllitis hybrida* Milde (Aspleniaceae) (Tav. XVIII e 18 fig.) (pp. 178-191). — Benazz Lentati G. e Piegaia M. I., Sulle eccezioni alla riproduzione pseudogamica in biotipi d *Dugesia benazzii* (Tricladida Paludicola) (19 fig.) (pp. 192-216). — D'Amato F., Sull presenza di sostanze ad azione antimitotica nel seme di *Pisum sativum* L. (pp. 217-222). — Benazzi-Lentati G., Nuove ricerche sulla riproduzione pseudogamica e sul ciclo cromoso mico in biotipi poliploidi di *Dugesia benazzii* (Tricladida Paludicola) (9 fig.) (pp. 223-236 — Battaglia E., Filogenesi del cariotipo nel genere *Scilla*. I: *Scilla numidica* Poir. (Tav XIX e 6 fig.) (pp. 237-248). — Maugini E., Nuovi reperti di biotipi diploidi di *Urgine maritima* Bak. (Liliaceae) (3 fig.) (pp. 249-252).

Volume V **Numero 3** **Dicembre 1954**

MARTINOLI G., Studio citotassonomico dei generi *Hyoseris* e *Robertia* con particolare riferimento all'*Hyoseris taurina* G. Martinoli sp. nov. (Asteraceae) (Tav. XX-XXII e 16 fig.) (pp. 253-281). — MAUGINI E., Ricerche cito-embriologiche su *Piper medium* Jacq. var. *ceanothifolium* (H.B.K.) Trel. et Yun. (14 fig.) (pp. 282-287). — CRESCINI F., Associazione di fattori genetici (*Linkage*) in *Cannabis sativa* L. (pp. 288-296). — MAUGINI E., Contributo alla conoscenza cariologica e sistematica del genere *Caltha* in Italia (6 fig.) (pp. 297-305). — MAJUMDAR ARATI, An investigation on the cytology of *Monochoria hastaefolia* Presl (with Plate XXIII) (pp. 306-312). — MAUGINI E., Citosistematica di alcuni *Narcissus* della Flora Italiana appartenenti alla Sect. *Hermione* (17 fig.) (pp. 313-341). — MELETTI P., Reazioni citologiche indotte in *Allium Cepa* L. da alcuni composti della serie salicilica (pp. 342-358). — DATTA P. C., Cytogenetics of *Verbena tenera* Spreng. (with Plate XXIV) (pp. 359-370). — GORI C., Attività citologica di estratti acquosi di semi di *Reseda odorata* L. e di *Vicia Faba* L. (Tav. XXV) (pp. 371-377). — DEMI L., Sulla natura germinale delle cellule ghiandolari presentanti fenomeni meiotici alla base del canale stilare nei generi *Viburnum, Sambucus,* e *Adoxa* (Caprifoliaceae) (Tav. XXVI-XXX e 12 fig.) (pp. 378-403). — Pubblicazioni del « Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale » del Consiglio Nazionale delle Ricerche, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi: N. 101-125 (pp. 404-405). — Notizie (pp. 406-407).

Volume VI **Numero 1** **Aprile 1954**

MATTHEY R., Nouvelles recherches sur les chromosomes des Murides (avec 115 dessins dans le texte) (pp. 1-44). — BILLERI G., Osservazioni sul cariogramma di *Allium moschatum* L. (Liliaceae) (Tav. I e 5 fig.) (pp. 45-51). — SHARMA A. K. and MOOKERJEAE A., Possibilities of the Use of Hormones in Chromosome Analysis (with Plates II and III) (pp. 52-62). — BATTAGLIA E., Ricerche tassonomiche in *Dipcadi fulvum* Webb (8 fig.) (pp. 63-76). — D'AMATO F. e AVANZI S., Quarto contributo alla conoscenza dell'attività mutagena dei derivati dell'acridina (LII-LVIII) (Tav. IV, 1 tab. e 1 fig.) (pp. 77-89). — LEPORI N. G., Nuova mutazione genomica in *Polycelis nigra* Ehrenberg (9 fig.) (pp. 90-102). — LEPORI N. G., Prime ricerche cariologiche su alcune popolazioni europee di *Polycelis tenuis* Jijima (15 fig.) (pp. 103-115). — Notizie (p. 116).

Volume VI **Numero 2-3** **Febbraio 1955**

DUTT M. K., On the chromosome morphology of *Humbertiella indica* Saussure (Eremiaphilinae, Mantidae) (with 8 text-figures) (pp. 117-123). — CIACCIO C., Ricerche istochimiche sull'aleurone (Tav. V) (pp. 124-127). — AVANZI S., Osservazioni sull'attività citologica della 8-aminochinolina e di due derivati naftolici (pp. 128-133). — D'AMATO F. e D'AMATO-AVANZI M. G., The chromosome breaking effect of coumarin derivates in the *Allium* test (with Plate VI, 1 fig. and 3 Table) (pp. 134-150). — SHARMA A. H. and SEN S., Induction of division through nucleic acid treatment (with Plate VII and 6 fig.) (pp. 151-159). — D'AMATO F., Osservazioni cito-istologiche sulla attività antimitotica e rizogena della cumarina e di cinque suoi derivati (Tav. VIII-IX e 2 tab.) (pp. 160-179). — SHARMA A. K. and DEEPESH D., Gallic acid: its importance in cytochemical studies (with Plate X) (pp. 180-189). — MARTINOLI G., Mutazioni cariologiche indotte da raggi ultravioletti su cellule apicali di *Scilla obtusifolia* Poir. (Tav. XI-XII e 1 fig.) (pp. 190-216). — D'AMATO F., Di alcuni aspetti fisiologici e genetici dell'invecchiamento dei semi. Contributo al problema della senescenza e della mutabilità spontanea nei vegetali (pp. 217-240). — GORI C., Osservazioni sul cariogramma e sul ciclo nucleolare di *Centaurea Cineraria* L. (4 fig.) (pp. 241-246). — SCARASCIA G. T. e SCARASCIA-VENEZIAN M. E., Effetti citologici e caratteristiche biochimiche degli estratti acquosi di una serie di semi di *Soja hispida* M. di diversa età (Tav. XIII-XIV e 1 fig.) (pp. 247-270). — BREVIGLIERI N. e BATTAGLIA E., Ricerche cariologiche in *Olea europaea* L. (Tav. XV-XVI e 5 fig.) (pp. 271-283). — CRESCINI F., Ricerche intorno al miglioramento genetico della canapa da tiglio coltivata in Italia (3 fig. e 18 tab.) (pp. 284-318). — BATTAGLIA E., Assenza di centromero localizzato in *Heleocharis uniglumis* (Link) Schult (Tav. XVIII) (pp. 319-332). — BHATTACHARJEE S. K., Cytogenetics of *Lathyrus sativus* Linn. (with Plate XVIII and 7 fig.) (pp. 333-337). — MATTHEY R.,

Le nombre des chromosomes de *Acomys cahirinus* Desmarest et de *A. russatus* Wagner (p. 338). — D'Amato F., Il Simposio su « Action des facteurs phisiques et chimiques sur la mitose » all'VIII Congresso Internazionale di Botanica (Parigi, luglio 1954) (pp. 338-341). — D'Amato F., A brief discussion on « Endomitosis » (pp. 341-345). — Notizie (pp. 345-348).

Volume VI **Supplemento** **1954**

Atti del IX Congresso Internazionale di Genetica (Bellagio, Italia) 1953. — Proceedings of the 9th International Congress of Genetics (Bellagio, Italy) 1953. — Parte I, Part I (pp. 1-620); Parte II, Part II (pp. 621-1332).

Volume VII **Numero 1** **Maggio 1955**

Mookerjea A., Cytology of Amaryllids as an aid to the understanding of evolution (with 146 text-figures) (pp. 1-71). — Cortini C., Azione citogenetica delle sostanze del gruppo delle podofilline (con Tav. I-IV) (pp. 72-86). — Burroni M., L'azione citogenetica degli alcaloidi del gruppo della veratrina (con Tav. V-VI) (pp. 87-97). — Meletti P., Il problema dei « Denti di cani » in Sardegna. Contributo alle conoscenze sull'origine di un *Triticum* esaploide (con Tav. VII e 6 fig. nel testo) (pp. 98-113). — Gerola F. M., Ricerche sulla citofisiologia della segregazione. II: Cellule a rafidi (con 4 fig. nel testo) (pp. 114-144). — Martinoli G., Cariologia di alcune specie del genere *Allium* (Liliaceae) della Sardegna (con Tav. VIII e 6 fig.) (pp. 145-156). — Battaglia E., Filogenesi del cariotipo nel genere *Scilla*. IV: *Scilla villosa* Desf. (con Tav. IX-XI e 6 fig.) (pp. 157-178). — Rossi A., L'azione citogenetica del solfato di Berberina (con Tav. XII-XIII e 4 fig.) (pp. 179-190). — Martinoli G., Citotassonomia di alcune specie del genere *Avena* della Sardegna (con Tav. XIV e 7 fig.) (pp. 191-204). — Rossi A., L'azione citogenetica dell'idrazide maleica sugli apici radicali di *Allium Cepa* L. (con Tav. XV-XVI e 6 fig.) (pp. 205-218). — Pubblicazioni del « Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale » del Consiglio Nazionale delle Ricerche, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi: N. 126-150 (pp. 219-220).

Volume VII **Numero 2** **Luglio 1955**

Mookerjea A., Cytology of different species of Aroids with a view to trace the basis of their evolution (with Plate I-VIII) (pp. 221-291). — D'Amato F., Revisione citosistematica del genere *Colchicum*. I: *C. autunnale* L., *C. lusitanum* Brot. e *C. neapolitanum* Ten. (con Tav. XVII-XXII, 11 Tab. e 3 fig.) (pp. 292-349). — Quercioli E., L'azione citofisiologica e citogenetica delle sostanze del gruppo delle cumarine in rapporto alla loro costituzione molecolare (con Tav. XXIII-XXVIII e 2 fig.) (pp. 350-387).

Volume VII **Numero 3** **Settembre 1955**

Wada B., Some problems on the mitotic figures studied in the living cell (pp. 389-403). — Gori C. e Maugini E., Effetti citologici e rizogeni di alcune sostanze di crescita (con Tav. XXIX, 1 Tab. e 1 fig.) (pp. 404-414). — Crescini F., Selezione artificiale e rapporti sessuali nella Canapa (*Cannabis sativa* L.) (pp. 415-419). — Castiglia E., Sulla poliploidia istologica nei vegetali: Osservazioni in *Scilla obtusifolia* Poir. (con Tav. XXX e 35 fig.) (pp. 420-437).

Volume VIII **Numero 1** **Ottobre 1955**

Battaglia E., Unusual cytological features in the apomictic *Rudbeckia Sullivantii* Boyton et Beadle (with 56 figures) (pp. 1-32). — Meletti P., Azione mitostatica dell'acido salicilico sui tessuti della radice di *Allium Cepa* L., stimolati alla mitosi. Studio citoistologico sperimentale (pp. 33-44). — Battaglia E. e Breviglieri N., Microsporogenesi regolare e irregolare in *Olea europaea* L. (con Tav. I-XV) (pp. 45-68). — Stefani R., La missoploidia quale fenomeno spontaneo nei nuclei di segmentazione dell'uovo di *Haploembia* Verh. (con Tav. XVI-XVII) (pp. 69-86). — Battaglia E. and Boyes J. W.,

Post-reductional meiosis: its mechanism and causes (with 10 text-figures) (pp. 87-134). — Omodeo P., Cariologia dei Lumbricidae. II Contributo (con 8 tab. e 16 fig.) (pp. 135-178). — Battaglia E., Chromosome morphology and terminology (with 12 figures) (pp. 179-187). — Datta R. M., Cyto-morphological studies of pollen tubes in the Jute species (with Plate XVIII and 2 figures) (pp. 188-193).

Volume VIII **Numero 2** **Marzo 1956**

Banerji J. and Sen S., The somatic and meiotic chromosome of *Kalanchoe pinnata* (Lamark) Persoon (Syn. Bryophyllum calicinum Salisbury) (with 13 figures) (pp. 195-204). — Battaglia E., A new type of segregation of the Sex chromosomes in *Dysdercus Koenigii* Fabr. (Hemiptera-Pychrocoridae). A critical note (pp. 205-213). — Battaglia E., The concept of pseudopolyploidy (pp. 214-220). — Roy M., A cytological investigation on the different species of *Sensloeria* with the aid of the improved technique (with 6 figures) (pp. 221-230). — Meletti P., Reazioni citologiche indotte in *Allium Cepa* L. da alcune soluzioni tampone (pp. 231-239). — Sharma Arun Kumar and Sarkar Santosh Kumar, Veratrine: its use in cytochemistry (with Plate XIX) (pp. 240-249). — McMahon R. M., Mitosis in polyploid somatic cells of *Lycopersicon esculentum* Mill. (with Plates XX-XXI) (pp. 250-256). — Sharma A. K. and Bhattachya Nripendra K., Cytogenetics of some members of Portulacaceae and related families (with 27 figures) (pp. 257-274). — Makino S., Ugagawa T. and Yamashina Y., Karyotype studies in Birds. 2°: A comparative study of the chromosomes in the *Columbidae* (with 22 figures) (pp. 275-293). — Sharma A. K. and De Deepesh N., Cytology of some of the Millets (with 29 figures) (pp. 294-308). — Rao S. R. V., Studies on the spermatogenesis of some Indian Homoptera. Part III: A study of chromosomes in two members of the family Membracidae (with 19 figures) (pp. 309-315). — Nilan R. A. and Gunthardt H. M., Studies on aged seeds. III: Sensitivity of aged wheat seeds to X-radiation (pp. 316-322). — D'Amato F., Il 1° Simposio della « Gesellschaft für Genetik » di Tübingen (26-28 ottobre 1955) (pp. 323-324).

Volume VIII **Numero 3** **Giugno 1956**

Therman E., Dedifferentiation and differentiation of cells in crown gall of *Vicia Faba* (with Plate XXII-XXVI and 10 fig.) (pp. 325-348). — Parshad R., Cytological studies in Heteroptera. I: The behavior of chromosomes during the male meiosis of *Ranatra sordidula* with general consideration of the evolution of compound sex-chromosomes in *Nepidae* (with 13 fig.) (pp. 349-360). — Ganguly D. N. and Dutta A., The Cytochemical effect of m-xylohydroquinone and m-xyloquinone (dimerised) on *Allium Cepa* L. (with Plate XXVII-XXVIII) (pp. 361-369). — Maugini E., Ricerche cito-sistematiche su *Scilla Cupani* Guss. (Liliaceae) (con Tav. XXIX-XXX e 4 fig.) (pp. 370-378). — Zucconi L., Osservazioni sul cariogramma di *Lilium carniolicum* Bernh. (Liliaceae) (con 7 fig.) (pp. 379-388). — Pubblicazioni del « Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale » del Consiglio Nazionale delle Ricerche, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi: N. 125-175 (pp. 389-390).

Volume IX **Numero 1** **Novembre 1956**

Cortini C., Azione citogenetica di alcuni derivati della Colchicina (con Tav. I-V) (pp. 1-18). — Battaglia E., Filogenesi del cariotipo del genere *Scilla*. V: *Scilla Lilio Hyacinthus* L. (con Tav. VI e 8 fig.) (pp. 19-37). — Sharma A. K. and Bhattacharyya B., Vitamins: Their property of inducing chromosome division in adulty cells of plants (with Plates VII-VIII) (pp. 38-53). — Gori C., Persistenza nucleolare durante la mitosi nel genere *Reseda* (pp. 54-55). — Colombo G., L'azione antimitotica degli ormoni sessuali. Ricerche su uova ed embrioni di *Rana* (con Tav. IX-X) (pp. 56-75). — Gori C., Aberrazioni e ritardo di sviluppo in plantule e piante di seme invecchiato di *Vicia Faba* L. (con Tav. XI) (pp. 76-81). — Crescini F., La fecondazione incestuosa processo mutageno in *Cannabis sativa* L. (con 6 fig.) (pp. 82-92). — Sharma A. K., A new concept of a means of speciation in plants (with 11 Plates in the text) (pp. 93-130). — Avanzi S., « Non congressione », « non disgiunzione » ed altre aberrazioni mitotiche dall'acetato di tallio in *Allium Cepa* (con Tav. XII-XIV) (pp. 131-148). — Bhattacharjee S. K., Study of autotetraploid *Cajanus cajan* (Linn.) Millsp. (with 12 figures) (pp. 149-159). — Heyn C., Some chromosome counts

in the genus *Medicago* (with 4 fig.) (pp. 160-165). — D'Amato Avanzi M. G., Attuali conoscenze sulla citosistematica del genere *Cassia* (Caesalpinioideae-Cassieae) (pp. 166-173). — Maugini E., Contributo alla citogenetica di *Urginea maritima* Bak. (Liliaceae) (pp. 174-176).

Volume IX **Numero 2** **Febbraio 1957**

Quercioli E., Nuovi studi sul rapporto fra la costituzione molecolare e l'azione delle cumarine sulla cellula vegetale (con Tav. XV-XVIII e 2 fig.) (pp. 177-214). — Crescini F., Della Mano A. e Bellini P., Sul miglioramento genetico della canapa da tiglio coltivata in Italia (con 4 fig.) (pp. 215-225). — Zucconi L., Cariologia del genere *Babiana* (Iridaceae) (con 11 fig.) (pp. 226-233). — Battaglia E., Filogenesi del cariotipo nel genere *Urginea*. I-III: *U. maritima* (L.) Baker, *U. fugax* (Moris) Steinh. ed *U. undulata* (Desf.) Steinh. (con Tav. XIX-XXI e 18 fig.) (pp. 234-273). — Peary J. Y., Mitotic mechanisms of normal and malignant cells (with Plate XXII) (pp. 274-277). — Sharma G. P., Sud G. C. and Parshad R., Chromosome complement and the sexmechanism in *Dysdercus cingulatus* (Pyrrhocoridae-Heteroptera) (with 9 fig.) (pp. 278-285). — Bhattacharyya U. C., Karyotypic variation in *Scindapsus officinalis* Schott (Aroideae) (with 6 fig.) (pp. 286-292). — Battaglia E., *Urginea maritima* (L.) Baker: Biotipi 2*n*, 3*n*, 4*n*, 6*n* e loro distribuzione geografica (con Tav. XXIII-XXVI e 1 fig.) (pp. 293-314). — D'Amato F., Revisione citosistematica del genere *Colchicum*. II: Nuove località di *C. autumnale* L., *C. lusitanum* Brot. e *C. neapolitanum* Ten. e delimitazione dell'areale delle tre specie nella Penisola Italiana (con 1 fig.) (pp. 315-339). — Patel G. I. and Olmo H. P., Interspecific triploid hybrid in Grape (with 10 fig.) (pp. 340-352). — D'Amato F., Il campo d'irradiazione gamma del Brookhaven National Laboratory a Upton (pp. 353-365). — Mori M., Il numero cromosomico diploide di alcune specie di Angiosperme raccolte sulla Tenuta di San Rossore (Pisa) (con 4 fig.) (pp. 365-368). — Battaglia E., A new « 5 minutes-fixation » in chromosome analysis (pp. 368-370). — Battaglia E., « Simultaneous » and « Successive pretreatments » in chromosome analysis (pp. 370-371). — Battaglia E., A. simplified Feulgen Method using Cold Hydrolis (pp. 372-373). — D'Amato Avanzi M. G., Sul numero cromosomico diploide di *Salvinia natans* All. (con 1 fig.) (pp. 373-375). — Notizie (p. 376).

Volume IX **Numero 3** **Aprile 1957**

Agostini S., L'azione citogenetica di un gruppo di derivati naftalenici (con Tav. XXVII-XXX e 3 fig.) (pp. 377-407). — Maugini E., Ricerche cito-sistematiche sul genere *Caltha* in Italia (con Tav. XXXI-XXXIX e 22 fig.) (pp. 408-435). — Pavari F., Ricerche embriologiche su *Cestrum elegans* L. (Solanaceae) (con Tav. XL-XLII e 33 fig.) (pp. 436-452).

Volume X **Numero 1** **Maggio 1957**

Battaglia E., *Allium ascalonicum* L., *A. fistulosum* L., *A. Cepa* L.: analisi cariotipica (con Tav. I-III e 7 fig.) (pp. 1-28). — Gori C. e Zucconi L., L'azione citologica indotta da un gruppo di composti inorganici su *Allium Cepa* (con Tav. IV-VI) (pp. 29-45). — Battaglia E., La microfotografia al contrasto di fase nello studio della morfologia cromosomica (con Tav. VII-XII) (pp. 46-54). — Khoshoo T. N., Cytology of some *Impatiens* species (with Plate XIII and 30 fig.) (pp. 55-74). — Battaglia E., *Scilla autumnalis* L.: biotipi 2*n*, 4*n*, 6*n* e loro distribuzione geografica (con Tav. XIV-XVI e 11 fig.) (pp. 75-95). — Avanzi S., Inibizione dell'effetto citologico dell'acetato di Tallio per mezzo della cisteina (pp. 96-101). — Du Bois A. M., Turian G. et Gonet A., Recherches sur l'action mitostatique de l'acide borique dans le méristème radiculaire d'*Allium Cepa* L. (avec Planche XVII) (pp. 102-110). — D'Amato F., Revisione citosistematica del genere *Colchicum*. III: *C. alpinum* Lam. et DC., *C. Cupanii* Guss., *C. Bivonae* Guss. e chiave analitica per la determinazione delle specie di *Colchicum* della Flora Italiana (con Tav. XVIII-XXII e 1 cart.) (pp. 111-151). — Sharma A. K. and Datta P. C., Artificial polyploidy in Coriander (*Coriandrum sativum* L.) (with 6 fig.) (pp. 152-158). — Battaglia E., Conservazione in frigorifero dei preparati temporanei lutati, di materiale colorato secondo il metodo Feulgen (pp. 159-160).

Volume X **Numero 2** **Luglio 1957**

Meletti P., Azioni citologiche di elettroliti e non-elettroliti sulla cellula vegetale con particolare riguardo agli effetti di soluzioni ipertoniche (pp. 161-180). — Scaramella-Petri P., Strigoli P. e Sangiorgi A. V., Influenza della bile a diverse concentrazioni sui tessuti radicali di *Allium Cepa* L. (con Tav. XXIII-XXVI e 1 fig.) (pp. 181-208). — Messeri E., Osservazioni sulla germinazione, lo sviluppo e la discendenza di *Vicia sativa* L. nata da semi trattati con raggi X (con 20 fig.) (pp. 209-243). — Battaglia E., Ricerche citotassonomiche nel genere *Urginea*: *Urginea maritima* (L.) Baker e *Urginea maura* Maire (con Tav. XXVII-XXIX e 5 fig.) (pp. 244-275). — Benazzi M., Cariologia di *Dugesia lugubris* (Tricladida paludicola) (con 22 fig.) (pp. 276-303). — Scarascia G. T., Ricerche sugli effetti della radiazione in *Nicotiana*. II: Modificazioni morfologiche ed irregolarità meiotiche in piante di *Nicotiana Tabacum* L. derivate da semi trattati con neutroni termici (con Tav. XXX-XXXVII) (pp. 304-329). — Sharma A. K. and Kumar B. N., Cytology of *Asphodelus tenuifolius* Cav. (with 15 fig.) (pp. 330-339). — Celestre M. R., Influenza nel campo magnetico a polarità e regime costante su apici radicali di *Hyacinthus orientalis* L. e *Tulipa Gesneriana* L. (con Tav. XXXVIII-XL e 5 fig.) (pp. 340-351). — Benazzi-Lentati G., Sul determinismo e sulla ereditarietà della aneuploidia in *Dugesia etrusca* Benazzi, planaria a riproduzione anfigonica (con 12 fig.) (pp. 352-387). — Fabbri F., Citogenetica della *Notholaena Marantae* (L.) R. Br. (Sinopteridaceae) (con Tav. XLI e 2 fig.) (pp. 388-390). — Gori C., Sull'embriologia e citologia di alcune specie del genere *Reseda* (con 43 fig.) (pp. 391-401). — Fabbri F., Sondaggi citogenetici nelle *Polypodiaceae* « *sensu stricto* » (con Tav. XLII-XLIV e 6 fig.) (pp. 402-407). — Fabbri F., L'ottoploidismo di *Adiantum cuneatum* Langsd. et Fisch. (Adiantaceae) (con Tav. XLV e 3 fig.) (pp. 408-411). — Pubblicazioni del « Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale » del Consiglio Nazionale delle Ricerche, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi: N. 176-200 (pp. 413-414).

Volume X **Numero 3** **Gennaio 1958**

De Toledo Piza S. (Jr.), Cytological studies on Brazilian Blattidae (with 61 fig.) (pp. 415-442). — Messeri E., Considerazioni ecologiche sul comportamento di due fattori ereditari nell'Uomo (con 2 fig.) (pp. 443-449). — Innamorati M., Cromosomi somatici in cariossidi dure e tenerizzate di *Triticum durum* Desf. (con 2 fig.) (pp. 450-453). — Gori C., Il numero dei cromosomi dell'*Arum nigrum* Schott var. *apulum* Carano (con Tav. XLVI e 1 fig.) (pp. 454-456). — Notizie (p. 456).

Volume XI **Numero 1** **Maggio 1958**

Shatoury El H. H., Some investigations of two lethal mutants in *Drosophila* (pp. 1-6). — Messeri E., Considerazioni sul comportamento del fattore sensibilità (PTC) nei diabetici (con 3 fig.) (pp. 7-27). — Gori C., Sul cariogramma della *Fritillaria messanensis* Raf. (con Tav. I-II e 2 fig.) (pp. 28-33). — Roy R. P. and Singh D. N., Pachytene studies of *Mnesithea perforata* Linn. (with Plate III and 1 fig.) (pp. 34-41). — Cortini C., Sviluppo del gametofito femminile in *Malpighia fucata* Ker-Gawl. (Malpighiaceae) (con 26 fig.) (pp. 42-56). — Menon P. S., Studies on the chromosome behaviour in three species of Indian Homoptera (with 3 fig.) (pp. 57-67). — Gori C., Osservazioni preliminari sull'azione citologica di alcune furocumarine dell'essenza di bergamotto (con 3 fig.) (pp. 68-71). — De Toledo Piza S. (Jr.), Some interesting aspects of male meiosis in an Elaterid Beetle (with 15 fig.) (pp. 72-78). — Battaglia E., Filogenesi del cariotipo nel genere *Urginea*. IV: *U. aurantiaca* Lindberg [= *U. noctiflora* Batt. et Trab. var. *aurantiaca* (Lindberg) Maire] (con Tav. IV-V e 7 fig.) (pp. 79-96). — Pubblicazioni del « Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale » del Consiglio Nazionale delle Ricerche, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi: N. 201-225 (pp. 97-98). — Chiarelli B., Tavole cromosomiche dei Primati (pp. 99-104). — Libri ricevuti (pp. 105-107). — Notizie (p. 108). — Errata-Corrige (p. 108).

Volume XI **Numero 2** **Ottobre 1958**

KHOSHOO T. N., Biosystematics of *Sisymbrium irio* complex. I: Modifications in phenotype (with Plates VI-IX) (pp. 109-132). — KHOSHOO T. N., Biosystematics of *Sisymbrium irio* complex. II: Morfology of the races (with Plates X-XIV and 19 fig.) (pp. 133-158). — HUZIWARA Y., Karyotype analysis in some genera of Compositae. VI: The chromosomes of some *Erigeron* species (with Plates XV-XVI) (pp. 159-164). — BHATTACHARYYA N. K., A comparative study on the cytology of a few species of two allied genera *Trigonella* and *Melilotus* (with 60 fig. and Plate XVII) (pp. 165-180). — PAGNI P., Ricerche cito-embriologiche su *Oenothera acaulis* Cav. (con 26 fig.) (pp. 181-201). — ENDRIZZI J. E., The division of univalent chromosomes and a chromosome derivate in Sorghum (with Plates XVIII-XIX) (pp. 202-216). — BATTAGLIA E., L'evoluzione del gametofito maschile dalle Gimnosperme alle Angiosperme sulla base di recenti osservazioni in *Gnetum* (con 2 fig.) (pp. 217-228). — MESSERI E., Comportamento del test « PTC » nella schizofrenia (con 1 fig.) (pp. 229-246). — BATTAGLIA E., L'abolizione del tipo embriologico *Scilla* e la creazione dei nuovi tipi *Endymion* ed *Allium* (con 1 fig.) (pp. 247-252). — BATTAGLIA E., Osservazioni critiche sul tipo di sviluppo del gametofito femminile attribuito a *Scilla hyacinthoides* L. (Liliaceae) (pp. 253-258). — BATTAGLIA E., Mutazioni cromosomiche e formule relative (pp. 259-260).

Volume XI **Numero 3** **Febbraio 1959**

BATTAGLIA E., Il cariotipo di *Scilla hyacinthoides* L. (Liliaceae) (con Tav. XX-XXI e 6 fig.) (pp. 261-272). — COLOMBO G., Gli effetti letali dei raggi X sugli oociti del baco da seta *Bombyx mori* L. (Lepidoptera) (con 5 fig.) (pp. 273-296). — KHOSHOO T. N., Biosystematics of *Sisymbrium irio* complex. III: Cytology of races (with Plate XXII and 48 fig.) (pp. 297-318). — KHOSHOO T. N., Biosystematics of *Sisymbrium irio* complex. IV: Origin of triploid, hexaploid and octoploid (with Plates XXIII-XXV and 2 fig.) (pp. 319-329). — KHOSHOO T. N., Biosystematics of *Sisymbrium irio* complex. V: Mode of pollination (with Plate XXVI) (pp. 330-333). — CIAMPI C., Processi postfecondativi nel genere *Juniperus*. Osservazioni in *Juniperus Oxycedrus* L. e *Juniperus macrocarpa* S. S. (con Tav. XXVII-XXX e 1 fig.) (pp. 334-347). — RUGGERI C., Gli effetti citologici dell'acetato di Cobalto e dell'acetato di Nichelio (con Tav. XXXI) (pp. 348-357). — SAEZ F. A. and SOLARI C. L., Chromosome studies in three species of *Scotussa* (Orthoptera: Cyrtacanthacridinae) (with Plate XXXII) (pp. 358-367). — MESSERI E., Ricerche genetiche sulla morfologia del padiglione auriculare in Calabria (con Tav. XXXIII e 2 fig.) (pp. 368-381). — DI CARLO V., Ricerche sull'attività antimitotica della tetraciclina (con Tav. XXXIV e 4 fig.) (pp. 382-397). — CHENNAVEERAIAH M. S., A reinvestigation of the cytology of *Campelia zanonia* (L.) H. B. K. (with 5 fig.) (pp. 398-403). — BANIC S., Isolation of radiation-resistant mutants of *Escherichia coli* by replica plating technique (pp. 404-406). — BATTAGLIA E. and FEELEY E., The embryo sac of *Scilla pratensis* Waldst. et Kit. (Liliaceae) (with 13 fig.) (pp. 407-414). — Notizie (p. 415). — Errata-Corrige (p. 416).

Volume XII **Numero 1** **Maggio 1959**

STEFANI R., I fenomeni cariologici nella segmentazione dell'uovo ed i loro rapporti con la partenogenesi rudimentale ed accidentale negli Embiotteri (con Tav. I-IX) (pp. 1-70). — KHOSHOO T. N. and SHARMA V. B., Biosystematics of *Sisymbrium irio* complex. VI: Reciprocal pollinations and seed failure (with Plate X and 6 fig.) (pp. 71-97). — KHOSHOO T. N., Biosystematics of *Sisymbrium irio* complex. VII: Meiosis in hybrids (with 8 fig.) (pp. 98-103). — SHATOURY EL H. H., The development of a pupal lethal mutant in *Drosophila* (with 2 fig.) (pp. 104-109). — BENAZZI-LENTATI G. e PUCCINELLI I., Ulteriori ricerche sugli ibridi fra biotipo diploide e biotipo tetraploide di *Dugesia Benazzii*: produzione di individui triplo-esaploidi (con 14 fig.) (pp. 110-131). — MESSERI E., Considerazioni genetiche su la forma dell'areola mammaria nella infanzia (con 5 fig.) (pp. 132-145). — BATTAGLIA E., Sex determination by cytological examination of salivary and urinary sediments (with Plate XI) (pp. 146-150). — MESSERI E., Aspetti genetici della sindrome psicopatica infantile (con 1 fig.) (pp. 151-161). — BATTAGLIA E. e CENNI B., Contributo alla cariologia di *Bos taurus* L. (con Tav. XII-XIV) (pp. 162-172). — SINGH

D. N., Somatic mutation in *Aralia filicifolia* L. (with 6 fig.) (pp. 173-178). — Messeri E., Prime osservazioni geografiche sulla variabilità fenotipica del lobulo auricolare in Italia (con 1 fig.) (pp. 179-185). — Battaglia E., A 30 minutes procedure for staining blood and bone marrow smears by the Feulgen Method (pp. 186-187). — Notizie (p. 188).

Volume XII **Numero 2** **Luglio 1959**

Tosi M., The chromosome sets of *Gryllotalpa gryllotalpa* L. and their geographical distribution (with 4 fig.) (pp. 189-198). — Bozzini A., Revisione cito-sistematica del genere *Asparagus* L. I: Le specie di *Asparagus* della flora italiana e chiave analitica per la loro determinazione (con Tav. XV-XVII) (pp. 199-264). — Messeri E., inchiesta genetica sul comportamento della popolazione italiana di fronte al test della PTC (con 4 fig.) (pp. 265-298). — Ray U. K., Cytogenetic studies in *Solanum melongena* L. I: Chromosome morphology (with Plates XVIII-XIX) (pp. 299-316). — D'Amato F. e Moschini E., Effetti morfologici e genetici di radiazioni ionizzanti nella varietà di grano « Cappelli » e « Brescia » (pp. 317-337). — Bianchi A., Mitosi nel tappeto di antere di Mais (con Tav. XX) (pp. 338-340). — Sparano B. M., Binucleate cells and endomitosis in the gut of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Lygaeidae) (with Plate XXI) (pp. 341-347). — Notizie (p. 348).

Volume XII **Numero 3** **Gennaio 1960**

Bhatnagar A. N., Studies in the structure and behaviour of chromosomes of two species of Colubrid Snakes (Colubridae-Ophidia) (with 36 fig.) (pp. 349-361). — Grillo R. S., A cytological study of the salivary glands of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (with Plate XXII) (pp. 362-366). — Roy Tapadar N. N. and Sen N. K., Citotaxonomical studies on the economic plants of the Family Apocynaceae (with Plates XXIII-XXVII) (pp. 367-397). — McMahon R. M., Witkus E. R. and Berger C. A., Some cytological characteristics of 2, 4-D induced mitosis in polyploid cells of *Solanum tuberosum* L. (with Plates XXVIII-XXIX) (pp. 398-403). — Sharma A. K. and Chatterji A. K., Effect of Asparagine on plant nuclei (with Plate XXX) (pp. 404-413). — Benazzi M., Ulteriori ricerche sui poliploidi sperimentali della Planaria *Dugesia lugubris* (O. Schmidt) (con 21 fig.) (pp. 414-438). — Milossky A., Ricerche sull'azione citogenetica delle sostanze chinoliniche (con Tav. XXXI-XL) (pp. 439-481). — Benazzi-Lentati G., Precoce separazione di due cromatidi in cromosomi di *Dugesia lugubris* (O. Schmidt) (con Tav. XLI) (pp. 482-496). — Baccetti B., Indagini citologiche e istofotometriche sull'accrescimento nucleare nelle glandole colleteriche di *Acrida bicolor mediterranea* Dirsh. (Ins. Orth.) (con Tav. XLII-XLIII) (pp. 497-512).

ALBERTO CHIARUGI

TAVOLE CROMOSOMICHE DELLE PTERIDOPHYTA

In redazione: il 30 Gennaio 1960 *.

Sono passati sette anni dalla pubblicazione della rivista «Nombres hromosomiques chez les Cryptogames (1938-1953)» a cura di CÉCILE)ELAY (in Revue de Cytologie et de Biologie Végétales, Tome XIV, 1953), ella quale sono raccolti i numeri cromosomici delle Pteridophyta ac-ertati fino a quell'anno a partire dal 1938, data di pubblicazione de-li ultimi aggiornamenti delle «Pflanzliche Chromosomenzahlen» del ISCHLER (1926, 1930, 1938).

Durante questo ultimo decennio le nostre conoscenze cariologiche ulle felci e piante affini hanno fatto un progresso molto sensibile e han-o rappresentato un inestimabile aiuto per meglio comprendere il mec-anismo della speciazione, i rapporti sistematici e le possibili deri-azioni filogenetiche fra i varî gruppi tassonomici. Si può dire che ri-ale al 1950, con le indagini sulla flora pteridologica delle Isole Britanniche, di Madera e di altre località europee, pubblicate nell'opera ondamentale della MANTON «Problems of Cytology and Evolution in he Pteridophyta» (Cambridge 1950), la prima precisa messa a fuoco ella cariologia di queste piante. Tranne limitate eccezioni, i dati ca-iologici riferiti anteriormente a quell'anno hanno una attendibilità mitata per difetto di quegli accorgimenti di tecnica citologica indi-pensabili per superare le difficoltà eccezionali presentate dall'allesti-

* ALBERTO CHIARUGI ci ha lasciato questo lavoro non completamente ultimato: era Sua tenzione rivederlo accuratamente durante la lettura delle prime bozze di stampa, ma la orte glielo ha impedito. Temendo che il Suo pensiero potesse essere in qualche odo alterato, non abbiamo ritenuto opportuno far rivedere a specialisti dell'argomento uesta che rappresenta l'ultima Sua opera, ed abbiamo preferito limitarci alla sola cor-zione degli errori formali (*N. d. R.*).

Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale del Consiglio Nazionale delle Ricerche, irenze; pubblicazione n. 255. Lavoro eseguito presso l'Istituto Botanico dell'Università Firenze.

mento di preparati e dalla lettura di mitosi a numeri cromosomici molto elevati, quali si riscontrano generalmente in queste piante.

Le successive indagini sulla flora pteridologica di regioni temperate e tropicali dell'emisfero orientale e occidentale, come quella di Ceylon (MANTON e SLEDGE 1954), della Malesia (MANTON 1954), dell'America boreale (BRITTON 1953; WAGNER 1955), della Nuova Zelanda (BROWNLIE 1954, 1957 e 1958), dell'India (NINAN 1955, 1956, 1958; MEHRA 1956, 1957, 1958; VERMA 1956, 1957), dell'Africa tropicale occidentale (MANTON 1959) e di altri paesi, hanno reso sempre più evidente l'interesse dei reperti cariologici sulle Pteridophyta.

Le Tavole cromosomiche delle Pteridophyta sono state da prima da me redatte per la scelta di utili esempi da servire al genetista per meglio intendere il laborioso e secolare travaglio filogenetico degli organismi, tanto a livello microevolutivo quanto a livello macroevolutivo (CHIARUGI 1959), e vengono ora pubblicate per servire da guida sia al cariologo per conoscere quello che è stato fatto e dove è pubblicato, sia al sistematico per valutare come il cariogramma delle singole specie possa essere utilizzato per la classificazione della varietà, delle specie, dei generi e delle famiglie nell'ambito di un gruppo tassonomicamente molto controverso, sia al geobotanico per chiarire meglio la distribuzione geografica dei taxa in rapporto al loro grado di poliploidia e alla loro origine.

Molto discussa è tuttora la tassonomia delle Pteridophyta. Nessuno dei varî sistemi proposti dai diversi autori, anche recenti, è pienamente soddisfacente. Pertanto nella redazione di queste Tavole ho seguito un ordinamento personale che sono andato maturando durante i corsi di lezioni di Botanica sistematica da me tenuti nella Facoltà di Scienze dell'Università di Pisa fino al 1950, di Firenze dopo il 1950, e che è il risultato della attenta considerazione delle opinioni espresse da vari sistematici, come il BOWER (1923-28), il CHRISTENSEN (1938), il CHING (1940), il DICKASON (1946*a*, 1946*b*), il COPELAND (1947), l'HOLTTUM (1947), il REIMERS (1954), l'ALSTON (1956 e 1959) ecc., integrate anche dai dati desunti dalla paleontologia per le suddivisioni maggiori e dalla cariologia per le suddivisioni minori.

A questo riguardo credo che non sia inutile far precedere per ognuno dei principali raggruppamenti tassonomici qualche breve commento che serva a mettere in luce gli importanti contributi della cariologia, sia per una migliore interpretazione sistematica delle Pteridophyta sia per il progresso della cariologia filogenetica e della dottrina dell'evoluzione.

A livello specifico molte delle classiche «specie» filicine si sono rivelate all'esame cariologico come complessi di specie risolvibili in numerosi componenti, caratterizzati spesso da un grado molto elevato di poliploidia e da una remota costituzione ibridogena. Classiche a questo riguardo possono essere considerate specie linneiane come *Polypodium vulgare, Dryopteris filix-mas, D. spinulosa, Asplenium Adiantum-nigrum, A. trichomanes*, ecc.

A livello dei generi e delle famiglie i numeri base dei cromosomi, o numeri monoploidi, rimangono spesso inalterati attraverso molti gruppi, così da essere di grande utilità per confermare la loro effettiva affinità. Il fatto più saliente che salta agli occhi scorrendo i reperti riportati nelle tavole cromosomiche è il valore molto elevato dei numeri base caratteristici della maggior parte dei generi e delle famiglie. Quelli più comuni sono $x = 29$, 30, 36, 37, 40, 41, 45, 52 e altri. Per quanto nulla si sappia direttamente sulla loro origine, non vi è dubbio, per ciò che è conosciuto sulla cariologia di gruppi sistematici più moderni, che essi sono stati prodotti da numeri base più bassi che furono prevalenti durante la più remota filogenesi delle Pteridophyta. I numeri base odierni hanno quindi il valore di numeri base derivati, superstiti di complessi poliploidi vissuti in lontanissimi periodi geologici e riferibili a numeri base come $x = 9$, 11, 13, 15, 17. Alcuni di questi ultimi sono ancora reperibili nelle piante tuttora viventi, altri sono soltanto supposti in base a legittimi procedimenti di estrapolazione dai dati cariologici osservati. Di questi, alcuni, come $x = 15$ e $x = 17$, sono già di per sè numeri base a loro volta derivati da altri ancora più bassi, secondo quanto ci insegna la cariologia delle Angiosperme. Altri, come $x = 9$, $x = 11$ e $x = 13$, erano verosimilmente i più frequenti — specialmente l'ultimo — nelle Pteridophyta ancestrali oggi note soltanto allo stato fossile.

Siccome l'antica natura poliploide di molti organismi non è facilmente rilevabile ad una prima indagine, così io ho recentemente proposto di adoperare il nuovo termine di «*paleopoliploidia*» per tutti quei casi in cui il poliploidismo è mascherato da successivi processi di diploidizzazione, e per quei casi in cui non si possono attualmente rintracciare i probabili antenati di numeri base elevati (Chiarugi 1959).

L'aspetto più elementare del fenomeno della paleopoliploidia si verifica quando la duplicazione conseguente a fenomeni di ibridismo è seguita dalla scomparsa di ogni evidenza di poliploidismo. Infatti se i

termini diploidi scompaiono sia nell'ambito di un genere sia nell'ambito di una famiglia, le nuove categorie sistematiche sono caratterizzate da un numero base elevato, l'esistenza dei numeri cromosomici più bassi si nasconde in un tempo remoto e sconosciuto, e la natura poliploide degli elementi superstiti è mascherata da una diploidizzazione del genoma per effetto della successiva mutazione genica e della minuta istoriazione dei cromosomi.

Un numero di una serie paleopoliploide può diventare a sua volta numero base (x_2) di una nuova serie euploide, che possiamo chiamare *neo-euploide*, per distinguerla dalla serie paleo-euploide, che fa capo al numero base ipotetico primitivo (x) (vedi schema n. 1).

$x_2 = 104$;	*Tmesipteris* :	$n = 104$,	— ,	208	:	numeri gametici.
↑ 16-ploide	(Tmesipteridaceae)	diploide,	— ,	tetraploide	:	serie neo-euploide ($x_2 = 104$).
		16-ploide,	— ,	32-ploide	:	serie paleo-euploide ($x = 13$).
$x_2 = 52$;	*Psilotum* :	$n = 52$,	78 ,	104	:	numeri gametici.
↑ 8-ploide	(Psilotaceae)	diploide,	triploide,	tetraploide	:	serie neo-euploide ($x_2 = 52$).
		8-ploide,	12-ploide,	16-ploide	:	serie paleo-euploide ($x = 13$).
$x = 13$;	*Psilopsida* ipotetiche paleozoiche					
organismo diploide ($2n = 26$)						

Schema 1. — Evoluzione cariologica delle *Psilopsida* secondo il modello della paleo-poliploidia.

Il primo magnifico esempio di paleopoliploidia conservativa di questo tipo, che ha tuttavia consentito un certo margine di capacità evolutiva, si incontra fin dalla prima classe, quella delle Psilotopsida o Psilopsida: si tratta dei discendenti viventi più diretti delle piante vascolari che hanno dominato il popolamento vegetale delle terre emerse alla fine del Silurico e all'inizio del Devonico, le Rhyniopsida o Psilophytopsida; se di queste primitive piante ormai tutte estinte non ci è permesso di conoscere nessun dato cariologico, quelle moderne sono tutte a numero elevatissimo di cromosomi, e vanno considerate come termini finali fino a noi direttamente pervenuti di un complesso poliploide differenziato fin dal paleozoico.

I numeri cromosomici riscontrati con maggiore certezza in *Psilotum* (Manton 1942, 1950; Ninan 1956; Barber 1957) sembrano potersi ricondurre con la massima evidenza al numero base $x = 52$, con

termini diploidi a $n = 52$ e tetraploidi a $n = 104$ (con un termine triploide a $2n = 156 + 3$, NINAN 1956); quelli di *Tmesipteris* sembrano doversi ricondurre a quello più elevato ancora $x = 104$ concatenato col precedente e anch'esso con termini diploidi a $n = 104$ e tetraploidi con ogni verosimiglianza da ricondurre a $n = 208$. Ma questi numeri base delle due serie poliploidi concatenate sono soltanto numeri base secondarî e come tali si potrebbero chiamare *neoeuploidi:* sono in realtà *paleopoliploidi,* in quanto si possono ambedue ricondurre ad un comune numero base più basso, di cui oggi non esiste nessun rappresentante, $x = 13$, rispetto alla cui serie multipla (che si potrebbe chiamare *paleo-euploide*), *Psilotum* appare un genere differenziato attualmente al livello 8-ploide con il numero base derivato $x_2 = 52$, e *Tmesipteris* appare un genere differenziato a livello 16-ploide col numero base derivato $x_2 = 104$. Pertanto le attuali popolazioni di *Psilotum* sono costituite effettivamente da individui 8-ploidi ($n = 52$; $2n = 104$), 12-ploidi ($n = 78$; $2n = 156$), e 16-ploidi ($n = 104$; $2n = 208$); e quelle di *Tmesipteris* da individui 16-ploidi ($n = 104$; $2n = 208$) e 32-ploidi ($n = 208$; $2n = 416$) di una serie *paleo-euploide* $x = 13$ (vedi Schema 1).

La posizione indubbiamente primitiva di *Psilotum* rispetto a *Tmesipteris,* considerata sulla base della condensazione dei telomi sterili e fertili che entrano nella costituzione degli sporoteci caratteristici dei due generi, è in piena armonia con la posizione evolutiva rispettiva indicata dalla loro costituzione cariologica. Non c'è quindi dubbio che nelle Psilopsida l'evoluzione cariologica dei numeri base secondo lo schema della poliploidia ha seguito passo passo l'evoluzione morfologica, la quale non è rimasta limitata ad un livello microevolutivo, ma si è estesa ad un indiscutibile livello macroevolutivo. Infatti le ripetute dicotomie dei rami aerei, la riduzione delle appendici foliari a semplici scaglie subulate, prive di tessuto vascolare e di stomi, e gli sporoteci triloculari di *Psilotum,* di fronte alle occasionali dicotomie dei rami aerei generalmente indivisi, alle appendici fogliari ben sviluppate, appiattite, vascolarizzate e provviste di numerosi stomi, e agli sporoteci biloculari di *Tmesipteris,* costituiscono differenze morfologiche indubbiamente rilevanti, che assieme ad altre giustificano la separazione dei due generi in due famiglie monotipiche distinte, le Psilotaceae e le Tmesipteridaceae. Adottando questo punto di vista si può dire che il modello cariologico della poliploidia ha seguito passo passo un processo tipicamente macroevolutivo almeno fino al livello della famiglia.

Gli altissimi numeri cromosomici, inerenti a siffatta esaltazione del fenomeno della poliploidia, sono responsabili della estrema lentezza della risposta alle forze evolutive della selezione naturale delle singole mutazioni geniche, per la molteplicità dei loci omologhi impegnati nel processo ricombinativo, e sono quindi responsabili del ristagno evolutivo di questi generi, le cui specie sono poco numerose e di difficile riconoscimento per scarsità di diversità morfologiche salienti. Ma d'altra parte non c'è dubbio alcuno che l'alto livello raggiunto dalla poliploidia di queste piante è il principale fattore responsabile dell'aver preservato fino ai nostri giorni, per la durata di circa 400 milioni d'anni, i caratteri arcaici propri degli organismi rappresentativi della flora silurica e devonica.

* * *

I Licopodi sono i rappresentanti tuttora viventi di una grande classe di piante vascolari, le Lycopsida, la cui antichità si perde nei tempi della prima comparsa della flora vascolare terrestre. Dei cinque generi oggi viventi *(Lycopodium, Phylloglossum, Selaginella, Isoëtes* e *Stylites), Lycopodium,* inteso in senso tradizionale, è quello che per i suoi caratteri di indubbia primitività (isosporia, omofillia, mancanza di accrescimento secondario, mancanza di ligula, mancanza in certe specie di differenziazione fra regione vegetativa e regione riproduttiva, e quindi mancanza di strobili) meglio si riallaccia ai *Lycopodites* del Carbonico superiore, che a loro volta si riallacciano a rappresentanti ancor più antichi di Lycopsida omosporee aligulate, come *Drepanophycus, Protolepidodendron, Bergeria* e *Protolepidendropsis* del Devonico inferiore e medio, *Baragwanathia* del Silurico, e *Aldanophyton* del Cambrico medio.

Il genere *Lycopodium* sensu lato (L., emend. Brongn. 1828, emend. Baker 1887), cioè nei limiti in cui è rimasto dopo il distacco di *Selaginella* e *Psilotum* che vi includeva Linneo (1737 e 1753) e dopo il distacco di *Phylloglossum* che vi includeva ancora Spring (1842), presenta, per le specie fin'ora investigate, parecchi numeri base ($x = 11$, $x = 12$, $x = 13$ e $x = 17$). Quindi, nonostante l'apparente uniformità dell'aspetto morfologico generale, esso è indubbiamente un fascio di linee filetiche fra loro profondamente separate da lunghissimo tempo nella loro costituzione cariologica. L'obiettivo dell'interpretazione citosistematica consiste nel ricercare se le differenze citogenetiche coinci

lono esattamente con almeno qualcuna delle suddivisioni tassonomiche roposte su basi morfologiche da diversi autori nell'ambito del com-lesso genere.

Il risultato di tale indagine permette soltanto di comprovare l'in-lipendenza del differenziamento morfologico da quello cariologico, e quindi di confermare la grandissima antichità di questo gruppo di piante.

Si è generalmente ammesso che le specie, come *L. Selago*, provvi-te di assi dicotomici tutti equivalenti, eretti o pendenti, privi di stro-ili terminali ben definiti, con sporoteci pedicellati all'ascella di foglie guali o pressoché uguali alle foglie vegetative, con spore faveolate, con parafisi intercalate fra i gametangi sul gametofito, siano primi-ive rispetto alle specie provviste di assi sempre dicotomi ma con co-tante differenziazione fra assi principali lunghi e assi laterali corti, triscianti e in parte ascendenti, con strobili ben definiti, con sporoteci essili all'ascella di brattee ben differenziate dalle foglie vegetative, con pore reticolate o spinose, prive di parafisi fra gametangi sul game-ofito.

Al primo gruppo di specie è stato anche assegnata la dignità di enere autonomo: *Huperzia* Bernh. in Schrad. Journ. IV, p. 120 (1801), revisan in Atti Soc. It. Sc. Nat., 17: 213-258 (1874); *Urostachys* erter in Beih. Bot. Centr. II, 39: 219 (1922); Philipp. Journ. Sci., 2: 57 (1923); *Plananthus* Pal. Beauv. Prodr. 99, (1805); *Selago* Dill. Hist. Musc. (1741), reimpr. 435 (1811); o anche di famiglia distinta: *rostachyaceae* Rothmaler (1944); mentre altri autori si sono limitati considerarlo un sottogenere: *Lycopodium* subgen. *Urostachys* Pritzel Engler et Prantl, Pflanzenfam. I, 4, (1900), emend. Herter in En-ler's Bot. Jahr. 43, Beibl. 98: 29 (1909); o una semplice sezione: *elago* Leman in Dict. 27: 426 (1823); Spring in Mon. Lycop. 19 (1842).

Non vi è ancora accordo fra i sistematici sull'estenzione da dare questo gruppo: secondo HERTER (1849, in NESSEL 1939) il genere *Uro-tachys*, che era stato già riconosciuto col nome di *Huperzia* dal TRE-ISAN (1874), comprende le specie dei sottogeneri *Selago* e *Subselago* e ella sezione *Phlegmaria* del sottogenere *Lepidotis* di BAKER (1887).

L'individualità morfologica molto spiccata del genere *Huperzia* o *rostachys* non è però sostenuta da una altrettanto chiara individualità ariologica. L'unico tratto a comune dei Licopodi fin qui esaminati ap-artenenti a questo gruppo è l'alto grado di poliploidia da essi posse-uto, riferibile però a due serie aventi numeri base diversi ($x = 17$ e

$x = 11$), e quindi una paleopoliploidia impiantata su una precedente di sploidia.

Infatti la maggior parte di essi (*L. Hamiltoni, macrostachys, phleg maria, setaceum, squarrosum, vernicosum*) presenta $n = 136$, $2n = 272$ e quindi si tratta di termini 16-ploidi di un primitivo numero bas $x = 17$; esso è già di per sè un numero molto elevato ed è quindi a sua volta derivato da numeri base più bassi; si ritrova inoltre in altr specie attribuite al genere *Lycopodium* sensu stricto; si potrebbe pen sare fino a prova contraria che in *Huperzia* (o *Urostachys*) esistess addirittura un numero base terziario $x_2 = 136$, derivato a sua volta pe poliploidia da un numero base secondario $x_2 = 17$.

Ma nella specie tipica di *Huperzia* (o *Urostachys*), che è anche i tipo del sottogenere *Selago*, e precisamente in *Lycopodium Selago* L. si riscontra $2n = 264$ che è un termine 24-ploide del numero base $x = 11$ e $2n = 88$ che è un termine 8-ploide della stessa serie. In *L. lucidulum* si riscontra $2n = 264$ e $n = 132$, che rappresenta un termine 24-ploid di $x = 11$, e si riscontra pure $2n =$ ca. 405, che è probabilmente da ret tificare in $2n = 396$, cioè in un termine 36-ploide di $x = 11$.

Non vi sono quindi elementi sufficienti dal punto di vista cariolo gico per la separazione delle *Urostachyaceae* dalle *Lycopodiaceae*, nè a livello familiare nè a livello generico, perchè gli stessi numeri bas $x = 11$ e $x = 17$ sussistono in ambedue i gruppi, per quanto nel prim siano rappresentati da livelli più alti di poliploidia.

Al secondo gruppo di specie è stato riservato il nome del gener *Lycopodium* sensu stricto, *Lycopodium* (L.) Hert. in Beih. Bot. Cen tr., II, 39: 250 (1922); [= *L.* subgen., *Rhopalostacha* Pritzel in En gler et Prantl, Pflanzenfam. I, 4: 601 (1900)]. Il Rothmaler (1944 1954) propose di considerarlo separato addirittura in quattro gener distinti (*Lycopodium, Diphasium, Lepidotis*) facenti parte della fami glia delle *Lycopodiaceae* sensu stricto, dopo la separazione delle *Uro stachyaceae*.

Nel genere *Lycopodium* così ristretto, si osservano varî numer base: $x = 11$, $x = 12$, $x = 13$ e $x = 17$; anche qui però la situazione ca riologica, caratterizzata da processi di paleopoliploidia impiantata s precedenti processi di disploidia, non aderisce esattamente in modo chia ro alla situazione sistematica.

Il numero base $x = 13$ caratterizza le specie investigate della se zione *Inundatostachys* Hert. (= *Inundatum* Baker), dove *L. inundatum* ($n = 78$; $2n = 156$) e *L. carolinianum* ($n = 39$; $2n = 78$) sono rispetti vamente termini 12-ploide e 6-ploide.

Lo stesso numero base $x = 13$ caratterizza pure la sezione *Cernuo-tachys* Hert. (= *Cernuum* Baker), dove *L. cernuum* ($n = 104$; $2n = 208$) un termine 16-ploide.

Sembrerebbe quindi che il genere *Lepidotis* Pal. Beauv. come l'ha efinito Rothmaler (1944, 1954), comprendente le due sezioni, una con . *inundatum* e una con *L. cernuum,* fosse ben individuato dal numero ase $x = 13$ ad un livello elevato di poliploidia: le due sezioni sono olto differenziate per l'habitus morfologico dello sporofito, ma sono imili anche per il gametofito a micorriza emisaprofitica.

Il numero $x = 17$ caratterizza la sezione *Clavatostachys* Hert., dove . *annotinum, L. clavatum* e *L. obscurum* ($n = 34$; $2n = 68$) sono tutti ermini tetraploidi.

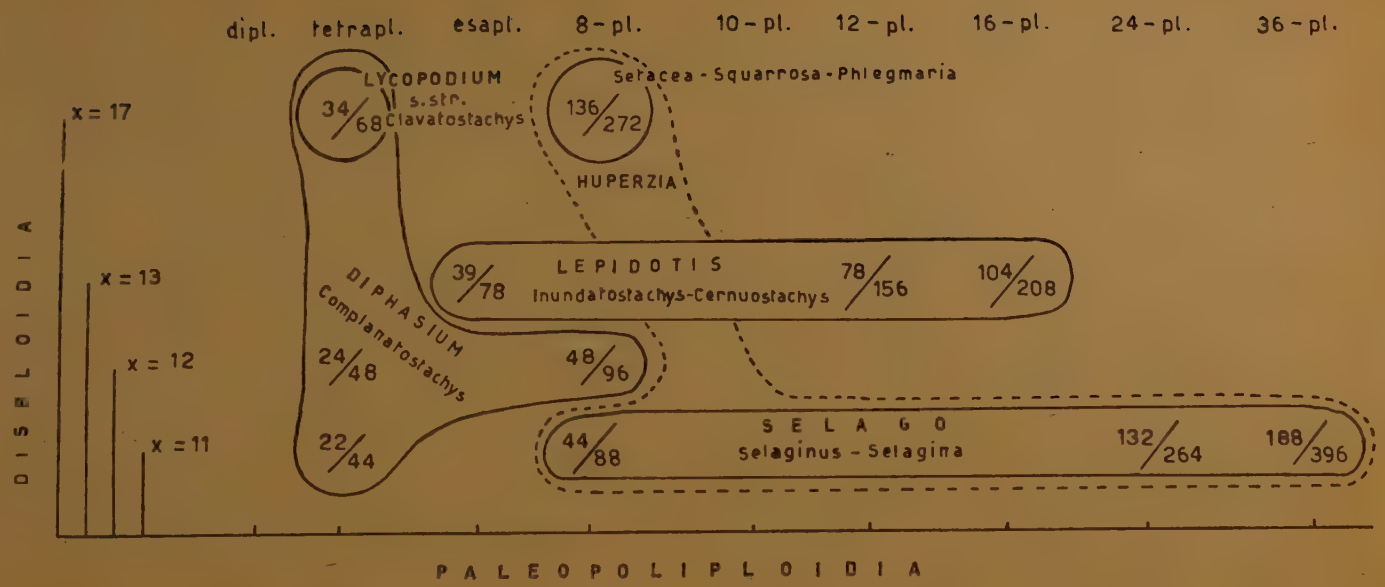
Questo gruppo, quindi, che Rothmaler (1944, 1954) considera co-e genere *Lycopodium* sensu strictissimo (*Lycopodium* L. emend. Roth-naler), è contrassegnato dallo stesso numero base che si riscontra tanto n *Huperzia* quanto in *Diphasium.*

La sezione *Complanatostachys* Hert., che coincide col genere *Di-hasium* Presl di Rothmaler (1944, 1954), è evidentemente la più omplessa per effetto della disploidia, in quanto comprende specie a $x =$ 1 con *L. complanatum* ($n = 22$; $2n = 44$), a $x = 12$ con *L. Wightianum* $n = 48$; $2n = 96$) e *L. alpinum* ($n = 24$-25; $2n =$ ca. 48), e infine a $= 17$ con *L. nikoense* ($n = 34$; $2n = 68$). Se $x = 12$ è un numero base uovo peculiare di questo gruppo, i numeri $x = 11$ e $x = 17$ sono a co-une ambedue tanto con alcune specie di *Huperzia* sia pure ad un li-ello più basso di poliploidia, quanto con le specie di *Clavatostachys Lycopodium* sensu strictissimo) allo stesso livello di poliploidia.

Pertanto se i fondamenti cariologici dovessero essere utilizzati per na frammentazione del *Lycopodium* sensu stricto nei generi *Lepidotis* a $= 13$, *Lycopodium* sensu strictissimo a $x = 17$, e *Dyphasium* a $x = 11$, 2 e 17, bisognerebbe procedere anche ad una ulteriore suddivisione di uesto ultimo, tenendo conto degli effetti del processo della disploidia he ha dominato l'evoluzione cariologica dei licopodi.

Le specie di *Huperzia* o *Urostachys,* come hanno inteso Herter e Rothmaler, a causa del numero comparativamente più alto di cromo-omi e quindi del loro più alto grado di poliploidia (ottoploidia ed oltre), ono senza dubbio le più antiche, come è indicato anche dai loro carat-eri morfologici.

In questo gruppo di specie sembra tuttavia che le specie come *Lyco-odium Selago* a $x = 11$ si possano considerare separate da alcune specie i *Selago* e da quella di *Subselago* e *Phlegmaria* a $x = 17$, almeno cario-



Schema 2. — Evoluzione cariologica del genere *Lycopodium* L. s. l. secondo i modelli combinati della disploidia e della paleopoliploidia: *Lycopodium* (L.) Rothmaler (Clavatostachys) $x = 17$, tetraploidia; *Diphasium* Presl (Complanatostachys) $x = 11$, tetraploidia, $x = 12$, altra esaploidia, e $x = 17$, tetraploidia; *Lepidotis* Pal. Beauv. (Inundatostachys e Cernuostachys) $x = 13$, esaploidia-12 ploidia; *Huperzia* Bernh.: *Selago* Dill. (Selaginus-Selagina) $x = 11$, 8-ploidia-36-ploidia, (Setacea-Squarrosa-Phlegmaria) $x = 17$, 8-ploidia.

logicamente, essendo i caratteri morfologici piuttosto tenui. Se si dovesse frammentare il genere *Lycopodium* in numerosi generi, anche *Huperzia* (riunione di *Selago, Subselago* e *Phlegmaria* di Baker) dovrebbe essere frammentato, e dovrebbe essere rivalutato il genere *Selago* di Dillenius in senso anche più ristretto del sottogenere *Selago* di Baker (limitato probabilmente alla sola sect. *Selaginurus* Hert. subsect. *Selagina* Hert., cioè alle specie in cui la brattea è assolutamente identica alla foglia vegetativa).

Ma non c'è dubbio che la differenziazione di diversi numeri base, dovuti a fenomeni di disploidia accompagnata da paleopoliploidia, è comune a tutti i Licopodi; essa si è ripetuta più volte, probabilmente prima e dopo la differenziazione morfologica dei vari aggruppamenti, e ha portato i singoli gruppi a livelli diversi di poliploidia, più alti per i gruppi morfologicamente più antichi. Pertanto nella presente situazione della ricerca sembra più opportuno considerare in modo ancora unitario il genere *Lycopodium*, nei limiti assegnatigli dal BRONGNIART (1828-1837) e dal BAKER (1887).

Esso risulta effettivamente un fascio di linee filetiche parallele, la cui origine per disploidia si perde nel più lontano paleozoico inferiore, nell'ambito delle quali la differenziazione cariologica permette soltanto di appoggiare una suddivisione in sottogeneri, caratterizzati tutti da una più o meno elevata paleopoliploidia, essendo scomparsi tutti i termini più bassi delle serie poliploidi. Lo schema tassonomico adottato da WALTON e ALSTON (1938), corretto nel sottogenere *Urostachys* col distacco della sect. *Selago* subsect. *Selagina* dalle sect. *Subselago* e *Phlegmaria*, e con la sua elevazione a sottogenere distinto, sembra la soluzione migliore.

Le *Selaginellidae* sono una sottoclasse di *Lycopsida* eterosporee e ligulate che si è sviluppata indipendentemente dalle altre sottoclassi: è infatti rappresentata fin dal Carbonifero con *Selaginellites*. Attualmente comprende un solo ordine, una sola famiglia e un unico genere, ben caratterizzato morfologicamente. La maggior parte delle specie studiate presenta un numero monoploide assai basso, in confronto alle altre Pteridophyta, $x = 9$, con qualche termine poliploide. La conservazione di un numero cromosomico molto basso in un genere assai antico come *Selaginella* è certamente responsabile della conservazione della sua altissima capacità microevolutiva che ha dato origine alle centinaia di specie (oltre 600) descritte. La suddivisione del genere, secondo le

vedute di Palisot de Beauvois (1805) e di Rothmaler (1944), nei tre generi *Selaginella, Lycopodioides* e *Didiclis* non sembra potersi sostenere su basi cariologiche.

Le *Isoëtales,* derivate dalle *Sigillariaceae* paleozoiche attraverso *Pleuromeria* triassica e *Nathorstiana* del Cretaceo inferiore, sono gli unici rappresentanti viventi della sottoclasse delle *Lepidodendridae,* e costituiscono attualmente un ordine comprendente due soli generi: *Isoëtes* L. e *Stylites* Amstutz. Soltanto del primo si conosce la cariologia, limitatamente a poche specie; si tratta di un genere naturale, morfologicamente uniforme, le cui specie meglio investigate presentano numeri molto vari ($n = 11, 22, 23, 33, 45, 55$), che testimoniano la loro natura poliploide, derivata da un numero base $x = 11$, che è un numero primitivo di altre *Pteridophyta.* Il numero $x = 10$ presente nella sola specie *Isoëtes hystrix* è probabilmente un derivato disploide.

* * *

Il genere *Equisetum* costituisce forse l'esempio più clamoroso di una paleopoliploidia, con scomparsa dei tipi a basso numero di cromosomi e con funzioni di ristagno evolutivo e di alta capacità conservativa. Esso è l'unico genere vivente che con poche specie diffuse in tutto il mondo rappresenta una grande classe di piante vascolari, le *Sphenopsida,* rintracciabili negli strati geologici fino dal tempo antichissimo della prima comparsa di una flora terrestre sulla superficie dei continenti *(Psilophyton, Hyenia,* ecc.); esso possiede in tutte le specie numeri di cromosomi straordinariamente uniformi ($n = 108$; $2n = 216$), con assoluta assenza di poliploidia e di aneuploidia attuale, tanto che si potrebbe ascrivere al modello della uniformità cariologica; il suo numero base apparente è straordinariamente elevato ($x = 108$), ma esso deve necessariamente essere considerato un paleopoliploide, e precisamente un termine diploidizzato di una serie euploide molto alta: probabilmente un 24-ploide di $x = 9$. L'antichità e la stabilità del genere che nella sua morfologia presenta inconfondibili aspetti di primitività rispetto alle altre *Sphenopsida* estinte assai più evolute, sono quindi pienamente confermate dal suo assetto cariologico; *Equisetum* rappresenta la linea terminale di un antico gruppo che con la sua rigidità morfologica e cariologica dimostra di avere raggiunto contemporaneamente tanto l'apogeo di un equilibrio ottimale, quanto un ristagno evolutivo, che tuttavia non esclude la speciazione, in quanto il numero delle

ue specie è piuttosto limitato (circa una dozzina). L'altissimo grado di poliploidia costituzionale, sul quale è ristagnato, ha inoltre permesso al genere *Equisetum* una sufficiente adattabilità ecologica per superare l travaglio delle vicende climatiche verificatesi durante una lunghissima serie di periodi geologici, indubbiamente avvantaggiato anche da una vigorosa attitudine alla propagazione vegetativa.

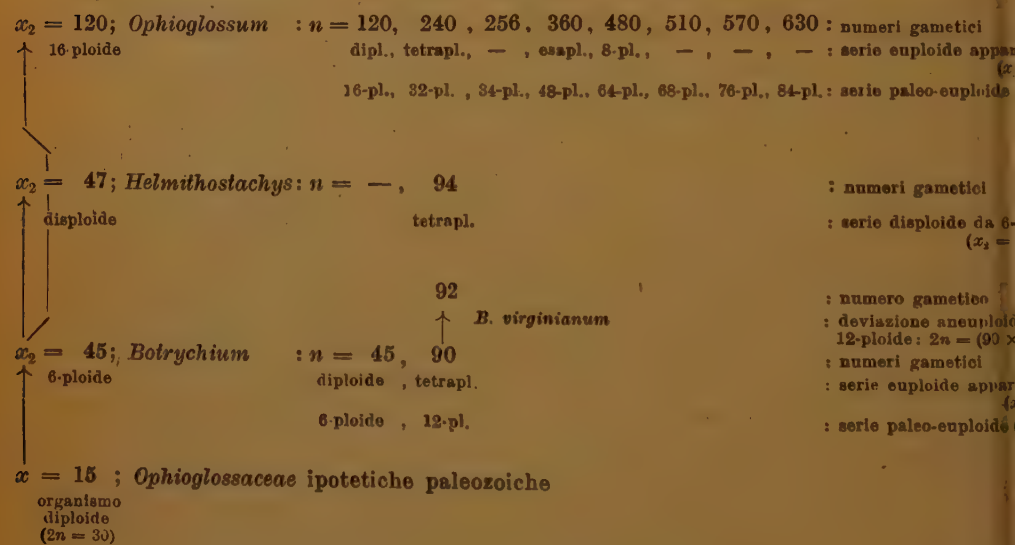
* * *

La sottoclasse delle *Ophioglossidae* rappresenta un altro esempio di paleopoliploidia, ancor più significativo di quelli precedenti agli effetti macroevolutivi: il suo numero base originario, del tutto scomparso, può essere individuato soltanto con un procedimento di estrapolazione. L'unica famiglia della sottoclasse, le *Ophioglossaceae,* è indubbiamente il gruppo più arcaico delle *Filicopsida eusporangiatae* oggi viventi: Zimmermann (1959) lo considera addirittura come una classe indipendente, e *Ophioglossopsida.* La paleopoliploidia che le caratterizza è altrettanto clamorosa quanto quella delle *Equisetaceae,* rispetto alla quale tuttavia presenta una maggiore complessità e un minore ristagno evolutivo. Per quanto la molle consistenza dei tessuti non abbia permesso alle *Ophioglossaceae* di lasciare resti fossili, la loro architettura primitiva obbliga logicamente a farne risalire l'origine ad un periodo non più recente del Devonico, e a ritenerle approssimativamente contemporanee alle *Primofilicidae.* La loro antichità è confermata dagli altissimi numeri dei cromosomi che le caratterizzano (Manton 1950, 1953; Manton and Sledge 1954; Verma 1956, 1957; Ninan 1956, 1958), e che raggiungono l'apogeo in una popolazione di *Ophioglossum reticulatum* L. raccolta a Parambihulam nell'India meridionale, la quale possiede il più alto numero di cromosomi finora osservato nel regno vegetale con $n = 630$, $2n = 1260$ (Abraham e Ninan 1954; Ninan 1956*a*, 1956*b*, 1958*b*); dopo questa seguono nell'ordine discendente popolazioni indiane di *O. reticulatum* L. e di *O. vulgatum* L. con $n = 570$ e $2n = 1140$ (Ninan 1958, 1958*b*, una australiana di *Ophioglossum coriaceum* A. Cunn. (= *O. lusitanum* L. subsp. *coriaceum* Clausen) con $n = 510$ e $2n = 1020$ (Verma 1956) e due di *O. petiolatum* Hook. dell'India settentrionale (Verma 1956) e dell'isola di Ceylon (Manton e Sledge 1954) pure con $n = 510$.

In base a tutto quello che la citogenetica ci dimostra in ogni gruppo di piante, numeri così elevati di cromosomi sono derivati da numeri più bassi per poliploidia: l'esistenza di serie poliploidi è ben evidente per

le specie attuali, sia nel genere *Botrychium* con $n = 45$ (*B. australe* ecc.), e $n = 90$ (*B. daucifolium*, ecc.), sia nel genere *Ophioglossum* co $n = 120$ (*O. costatum*, ecc.), $n = 240$ (*O. nudicaule*, ecc.), $n = 360$ (*O. coriaceum*), $n = 480$ (*O. reticulatum, petiolatum*, ecc.) con possibilit di deviazioni aneuploidi.

Parrebbe che i numeri base dei due generi potessero essere rispet tivamente $x = 45$ e $x = 120$, ma l'esistenza nel genere *Ophioglossu* di numeri che non rientrano nella serie multipla di $x = 120$, neppure am mettendo deviazioni aneuploidi ($n = 256$, 510, 570, 630), obbliga a con siderare plausibile l'esistenza di un numero base più basso, e precisa mente $x = 15$, comune all'intera famiglia nonostante le apparenti diver genze attuali sopra riferite: l'unicità del numero base di un'unica se rie paleo-euploide è in armonia con la remota origine monofiletica sup posta sul piano morfologico per i tre generi rappresentanti della fami glia (Schema 3).



SCHEMA 3. — Evoluzione cariologica delle Ophioglossaceae (*Filicopsida eusporangiata* secondo il modello principale della paleo-poliploidia e, subordinatamente, della d sploidia e della aneuploidia.

Il genere *Botrychium* appare così attualmente stabilizzato ad u livello relativamente basso di poliploidia a partire da $n = 45$ (MANTO 1950, BRITTON 1953, WAGNER and LORD 1956), che rappresenta il prim

umero base derivato $x_2 = 45$: le specie rispettivamente diploidi a $= 45$ e tetraploidi a $n = 90$ della serie $x_2 = 45$ sono pertanto da interetare piuttosto come i termini rispettivamente 6-ploidi e 12-ploidi ella serie $x = 15$, con una deviazione aneuploide di $n = 92$ invece di $= 90$ (BRITTON 1953) per *B. virginianum*.

Il genere *Helminthostachys* si è anticamente differenziato come un neuploide con $n = 94$ (NINAN 1956): esso gravita sul termine esaploide ella serie $x = 15$, che ha così dato origine ad un nuovo numero base isploide derivato $x_2 = 47$.

Il genere *Ophioglossum* si è invece stabilizzato ad un livello assai iù elevato di poliploidia a partire da $n = 120$; questo valore sembra appresentare un numero base derivato $x_2 = 120$, ma in realtà i più alti ivelli di poliploidia mostrano di essere piuttosto multipli della serie $= 15$, per cui le specie apparentemente diploidi a $n = 120$ sono in ffetti 16-ploidi, quelle apparentemente tetraploidi a $n = 240$ sono 32-loidi, quelle esaploidi a $n = 360$ sono 48-ploidi, mentre non possono ssere multipli di $x = 120$, ma soltanto di $x = 15$ le specie a $n = 256$ he sono effettivamente 34-ploidi, quelle a $n = 510$ che risultano 68-loidi, a $n = 570$ che sono 76-ploidi, e quelle a $n = 630$ ($2n = 1260$), he sono in definitiva ben 84-ploidi!

I due differenti livelli di poliploidia della serie $x = 15$ ai quali si ono differenziati i due generi *Botrychium* e *Ophioglossum* concordano on il rispettivo grado di evoluzione filogenetica da essi rappresentato ul piano morfologico. *Botrychium*, a $x_2 = 45$, è indubbiamente il più rimitivo per le venature dicotomiche aperte del lembo fogliare sterile, er la suddivisione più o meno ripetuta di questo, e per la ripetuta ra-ificazione degli sporoteci peduncolati che costituiscono una sorta di rappolo; *Ophioglossum*, a $x_2 = 120$, è più evoluto per le venature a eticolo chiuso del lembo fogliare sterile, per la riduzione di questo ad n unico segmento, e per la condensazione degli sporoteci sessili a co-ituire una sorta di spiga distica; *Helminthostachys* a $x_2 = 47$ ha una osizione intermedia fra i due. La cariologia conferma pertanto l'isola-ento di *Helminthostachys*, ma non una sua maggiore antichità rispetto *Botrychium*.

È frequente il fatto che in *Ophioglossum* la stessa specie sia costi-uita da differenti razze cariologiche; così le popolazioni di *O. reticu-tum* provenienti da quattro differenti località dell'India meridionale ifferiscono per numeri che vanno da $n = 436$ a $n = 630$; quelle di *O. ulgatum* per numeri che vanno da $n = 240$ a $n = 215$-20, anche per lo-alità fra loro molto vicine (in India vicino ad Amritsar furono deter-

minate razze con 340-346, 385-390, 465-475, 515-550; VERMA 1956); più alto è il livello poliploide raggiunto più facile è l'esistenza di termini aneuploidi attorno ai termini euploidi della serie. La eventuale formazione di diplospore per aborto della prima divisione meiotica in *O. vulgatum* (VERMA 1956) e la eventuale formazione di multivalenti in certi casi (VERMA 1957), e di perfetti bivalenti in altri, sono chiari indizi che l'ibridismo, inteso sensu lato come unione di gameti dissimili, giuoca tuttora un ruolo importante nella microevoluzione sottospecifica, sia realizzando forme di autopoliploidismo sia di allopoliploidismo, pure a così alto livello paleopoliploide. Le specie sono atte al mantenimento di così varia costituzione genetica, perché sono in possesso di un meccanismo propagativo per mezzo di gemme basali, dalle quali dipende principalmente la possibilità di superare la sterilità iniziale in attesa che il tempo faccia sentire i suoi effetti con il lento processo di diploidizzazione dei cromosomi e di ricupero della fertilità. La poliploidia di queste piante è ben lungi dal meritare la definizione di determinante di ristagno evolutivo, che molti Autori vorrebbero attribuire a questo meccanismo citogenetico.

Lo studio cariologico comparativo delle popolazioni di *Ophioglossum* e di altre *Filicopsida* provenienti da regioni caratterizzate da differenti condizioni climatiche è molto interessante dal punto di vista evolutivo, perché dimostra che le forme tropicali presentano livelli di poliploidia assai più elevati di quelli delle regioni temperate, al contrario di quanto sembrerebbe doversi dedurre dallo studio delle Angiosperme delle regioni temperate e boreale che presentano numeri di cromosomi più elevati con l'aumento della latitudine e dell'altitudine. Nell'ambito della stessa specie le popolazioni di *Pteridophyta* provenienti da distretti della superficie terrestre che sono rimasti ininterrottamente emersi da lunghissimo tempo mostrano numeri di cromosomi più elevati in confronto con popolazioni della stessa specie provenienti da distretti di emersione relativamente più recenti (ABRAHAM e NINAN 1954). Lo stesso fenomeno è evidentissimo anche per *Tmesipteris* (Psilopsida) e *Phylloglossum* (Lycopsida), generi endemici dell'Australia e della Nuova Zelanda che rappresentano formazioni geologiche molto antiche: essi mostrano numeri cromosomici molto elevati, come $2n = 408$-420 in *Tmesipteris* (BARBER 1954, 1957) e $2n = 502$-510 in *Phylloglossum* (BLACKWOOD 1953). Le *Pteridophyta*, essendo più antiche delle *Angiospermae* di qualche centinaio di milioni d'anni, hanno avuto il tempo di raggiungere livelli di poliploidia assai elevati. Ciò dimostra che la

voluzione del sistema cromosomico secondo una sempre maggiore com-licazione del genoma è in armonia con la ineluttabile tendenza dei iventi ad un aumento di complessità nel corso dei tempi nell'ambito elle varie linee filetiche, indipendentemente dal livello raggiunto dalla oro morfologia e dalla loro posizione sistematica. Una conferma di que-to fatto si può dedurre dalla condizione esclusivamente paleopoliploide i molti numeri base eccezionalmente elevati delle *Pteridophyta*, e dalla ondizione esclusivamente poliploide della maggior parte delle famiglie elle *Filicopsida*.

* * *

Le *Osmundaceae* sono un gruppo di *Filicopsida* differenziato tanto alle felci eusporangiate (*Marattiidae*) quanto dalle felci leptospo-ngiate (*Filicidae*), che HIRMER (1927) distinse col nome di *Protolepto-porangiatae* e che REIMERS (1954) ha giustamente elevato alla dignità i sottoclasse col nome di *Osmundidae*. Il carattere distintivo più sa-ente della sottoclasse risiede nell'architettura dello sporotecio. Esso è i natura pseudoeusporangiato, perché, mentre la struttura della por-ione capsulare è tipicamente leptosporangiata, il suo sviluppo è eu-porangiato, in quanto non dipende da una singola cellula iniziale ma a un gruppo di cellule. Inoltre lo sporotecio si apre ventralmente non er azione di un anello di cellule a parete parzialmente ispessita, ma per ezzo di un gruppo di cellule a parete completamente ispessita posto orsalmente presso l'estremità distale. Altri caratteri distintivi riguar-ano gli sporoteci, che non sono raggruppati in sori, sono privi di in-usio, e maturano simultaneamente; gli spermi, che sono numerosi in gni spermatangio e fuoriescono da un poro opercolare; l'embrione, che differenzia tardivamente nelle sue parti.

Le *Osmundidae* rappresentano una linea di felci primitive, filoge-eticamente isolate tanto dalle eusporangiate quanto dalle leptospo-ngiate, che risale con i suoi fossili fino al Paleozoico e che deriva di-ttamente dalle *Primofilicidae*. Oggi appaiono un gruppo relitto e con-rvativo, che ha perduto la potenzialità di un'evoluzione progressiva; ossiede soltanto tre generi molto affini fra loro: *Osmunda, Todea* e *eptopteris*; tutte le specie presentano lo stesso numero di cromosomi = 44, che si riferisce ad un numero base $x = 22$. Si tratta evidente-ente di un numero base derivato da un più basso e antico $x = 11$.

Pertanto $x_2 = 22$ è un numero base paleopoliploide differenziato ad u livello basso di poliploidia (tetraploidia), che ha raggiunto a tale livel il suo equilibrio ottimale, che dà ragione della sopravvivenza della lin filetica, e della capacità moltiplicativa delle specie (microevoluzion secondo il modello della uniformità cromosomica. Mancano fenome di disploidia e di poliploidia più recente che abbiano permesso una ev luzione progressiva di nuovi generi e famiglie (macroevoluzione). So tanto in via sperimentale si sono prodotti in *Osmunda regalis* mutan tetraploidi e triploidi.

* * *

Le *Marattiidae* sono un gruppo ben definito e naturale di fel arcaiche, molto isolato rispetto alle felci moderne e proveniente dire tamente dal paleozoico. Costituiscono una sottoclasse delle *Filocopsi* eusporangiate con l'unico ordine delle *Marattiales* e sette generi v venti, classificati da CHRISTENSEN (1938) in due famiglie: le *Angiopter daceae* e le *Marattiaceae*, distinte in base agli sporoteci, rispettivament liberi o fusi in sinangi.

Le *Angiopteridaceae* comprendono i generi *Angiopteris*, *Macr glossum*, *Archangiopteris* e *Pseudomarattia*; le *Marattiaceae* i gene *Marattia*, *Protomarattia*, *Christensenia* e *Danaea*. Dalle *Marattiace* CAMPBELL (1940) segrega le *Kaulfussiaceae* (*Christensenia*), e PICHI-SE MOLLI (1958) anche le *Danaceae* (*Danaea*). Allo stato attuale delle con scenze cariologiche la distinzione fra le *Angiopteridaceae* e le *Mara tiaceae* è basata anche su una evidente differenza nel numero ba dei cromosomi. Le due famiglie sono ambedue caratterizzate dalla lo matura inequivocabilmente paleopoliploide. *Marattia fraxinea* possi de, infatti, $n = 78$ e $2n = 156$ che sono multipli esatti di $x = 13$; tratta quindi in effetti di una specie 12-ploide. Le *Marattiaceae* so quindi termini superstiti dodecaploidi o eventualmente esaploidi di u serie che ha per base $x = 13$, da cui è derivato $x_2 = 78$ o $x_2 = 38$: per numero base $x = 13$, che è comune a molte altre *Pteridophyta* prim tive, *Marattia* è quindi un poliploide sopravvissuto, derivato da t molto antichi. Anche *Angiopteris*, con specie a $n = 40$ ed a $n = 80$, è considerare un paleopoliploide per quanto non si conoscano specie c numero inferiore a 40; è molto verosimile che anche il numero base de *Angiopteridaceae* $x_2 = 40$ sia derivato da un numero assai più bas per esempio da $x = 10$, forse derivato anticamente per disploidia

= 13. Le analogie di struttura del soro delle *Marattiales* con quello elle *Gleicheniales*, messe in rilievo dal Bower (1923-1928), sono rese verosimili anche da un comune lontano fondamento cariologico rappresentato dal comune numero base ancestrale $x = 13$.

* * *

Agli ordini primitivi delle *Filicopsida Leptosporangiatae* omosporee, o sottoclasse delle *Filicidae*, come le *Schizaeales*, le *Gleicheniales*, e *Cyatheales*, le *Matoniales*, le *Dicksoniales*, appartengono un numero elativamente scarso di generi con poche specie, la cui sopravvivenza a antichi complessi ibridogeni poliploidi successivamente diploidizati è testimoniata da numeri base disploidi molto diversi fra loro e nolto elevati, di cui il più delle volte allo stato attuale delle conocenze non è possibile indovinare da quali numeri base più bassi essi raggano la loro lontana origine, di cui è in ogni caso responsabile ma poliploidia polibasica.

Si tratta di frammenti di un mondo che svanisce, come se si trattasse di un continente in sommersione che lascia di sé soltanto la testimonianza delle sue più alte montagne a formare un arcipelago di sole più o meno sparse di varia dimensione. Ma questi frammenti ci estimoniano inequivocabilmente che i modelli di variazione cariologia applicati in tempo lontanissimo non hanno escluso la speciazione uccessiva e un certo grado di macroevoluzione nei tipi di cui hanno ermesso la conservazione fino ai nostri giorni.

Le *Schizeales* sono il gruppo più antico per gli sporoteci solitari d anello completo terminale e deiscenza longitudinale, protetti da falso ndusio e a sviluppo simultaneo, e per la venatura aperta delle foglie; ono ben definite fin dal Carbonifero inferiore (*Senftenbergia*). In esse si a *Schizaea* Smith con $x = 77$; *Aneimia* Swartz con $x = 38$; *Lygodium* Swartz con $x = 29$ e 30. Quest'ultimo genere mostra evidentemente un apporto con le *Pteridales* anch'esse tutte con $x = 29$ e 30: il numero = 30 è il numero originale evoluto da $x = 15$, che è il numero base li altre felci primitive, come le *Ophioglossales*. In *Aneimia* la poliploidia ha ancora una funzione microevolutiva con formazione di specie etraploidi: tuttavia è probabile che il genere si sia differenziato ad alto livello da una serie paleopoliploide con numero base originario = 19, che è già di per sé un numero derivato da numeri base ancora

più bassi, secondo quanto si può dedurre dalla cariologia delle *Angio spermae*. *Schizaea* si è forse evoluta da $x = 11$.

Le *Gleicheniales* sono anch'esse assai antiche per gli sporoteci subs sessili ad anello obliquo trasversale e deiscenza longitudinale, non pro tetti e a sviluppo simultaneo, e per le venature aperte delle foglie. Son conosciute allo stato fossile per il Giurassico e recentemente sono stat rintracciate anche nel Carbonifero inferiore (*Oligocarpia*). Hanno un origine probabilmente comune con le *Schizeales*. In esse si ha *Hicrio pteris* Presl con $x = 56$, *Dicranopteris* Bernh. con $x = 39$ (che è l'esat to multiplo di $x = 13$, comune con altre *Pteridophyta* primitive) $x = 43$; *Sticherus* Presl con $x = 34$ (probabilmente da ricondursi $x = 17$), *Gleichenia* s. str. Bernh. con $x = 20$. La suddivisione del vec chio genere *Gleichenia* sensu lato, fatta da PRESL, CHRISTENSEN e COPE LAND, in generi distinti: *Gleichenia* Smith, *Platyzoma* R. Brown, *Sti cherus* Presl, *Hiciopteris* Presl, è quindi giustificata.

Le *Cyatheales* che hanno una evidente parentela con le *Gleiche niales*, per gli sporoteci ad anello obliquo verticale e deiscenza trasver sale attraverso uno stomio definito, e sviluppo graduale in sori nudi o for niti di indusio a coppa, si presentano cariologicamente molto isolate e enigmatiche con $x = 69$ (*Cyathea, Alsophila*) e $x = 69, 70$ (*Hemitelia Schizocaena*).

Le *Matoniales*, sono le sole felci leptosporangiate con sporotec a sviluppo simultaneo protetti da un indusio, umbrelliforme; la deiscen za è trasversale per mezzo di un anello verticale. La loro origine antic è documentata fin dal Retico (*Laccopteris*), ma sono più evolute delle *Gleicheniales*. Sono oggi rappresentate da una sola famiglia, con i due generi *Matonia* e *Phanerosorus*. Le conoscenze cariologiche sono limi tate al genere *Matonia*, il quale possiede un numero base $x_2 = 26$, che è evidentemente un paleopoliploide, derivato da un più antico $x = 13$, che conferma la remota derivazione dal ceppo da cui sono derivate anche le *Gleicheniales*, rispetto alle quali hanno raggiunto un più alto livello evolutivo.

Anche nelle *Dicksoniales*, di cui parleremo più oltre, si ritrovano traccie evidenti della esistenza remota del primitivo numero base $x = 13$.

* * *

L'ordine delle *Hymenophyllales* con la famiglia delle *Hymenophyllaceae*, nonostante il suo isolamento remoto e la sua architettura indubbiamente arcaica — come dimostra la posizione marginale dei sori, la conformazione dell'indusio tubulare o bivalve, l'anello completo obliquo e la deiscenza longitudinale degli sporoteci — è invece ancora in uno stato di attiva speciazione, come dimostrano le irregolarità meiotiche proprie di certe specie, l'esistenza di varietà poliploidi e di forme citologicamente differenti nella stessa specie, e la frequente apogamia. Ciò è confermato dall'esistenza di una forte disploidia con parecchi numeri base, di cui i più frequenti a basso e medio livello ($x = 7$, $x = 9$, $x = 11$, $x = 13$, $x = 17$), per i quali la poliploidia giuoca un ruolo molto attivo per l'evoluzione delle specie con termini anche molto elevati (12-16-ploidi), e dai quali sono derivati per combinazione i numeri base più rari ad alto livello come $x = 33$ e $x = 34$. La famiglia possiede cromosomi di taglia molto grossa, la più grossa di tutti i gruppi delle *Pteridinae*.

Il problema tassonomico più saliente di quest'ordine è la delimitazione dei generi in limiti naturali. È probabile che una più estesa indagine sulle più di seicento specie della famiglia permetta di appoggiare anche su base cariologica la suddivisione dei vasti e innaturali generi *Hymenophyllum* e *Trichomanes* in generi distinti, secondo quanto hanno proposto prima PRANTL (1875), poi il COPELAND (1933, 1937, 1938 e 1947), anche se in numero non così eccessivo come vorrebbe quest'ultimo autore.

Intanto si possono riconoscere, per esempio, i generi pantropicali: *Hymenophyllum* s. str. con $x = 9$, $x = 11$ e $x = 13$; *Meringium* con $x = 9$, 11, 13; *Mecodium* con $x = 7$ e $x = 9$; *Vandenboschia* $x = 9$; *Selenodesmium* $x_2 = 33$ e *Spaerocionium* $x_2 = 36$; quello neotropicale *Trichomanes* s. str. $x = 9$; quelli paleotropicali *Crepidomanes* con $x = 9$ e *Microgonium* con $x_2 = 34$; quelli australi *Cardiomanes* $x_2 = 36$; *Polyphlebium* $x_2 = 36$. Il genere *Cardiomanes* Presl, monotipico della Nuova Zelanda, tassonomicamente del tutto isolato, si è probabilmente differenziato a livello tetraploide con $x_2 = 36$ da una serie con numero base $x = 9$; lo stesso si può dire per *Polyphlebium* Copel., genere monotipico subantartico della Nuova Zelanda, Australia e Tasmania, e per *Sphaerocionium*. Il genere *Solenodesmium* con $x_2 = 33$ si è forse differenziato ad un livello triploide da $x = 11$. Il genere *Microgonium* con $x_2 = 34$ è forse derivato da un numero base più basso, come $x = 17$.

* * *

Rispetto ai gruppi arcaici precedenti, hanno certamente subito un differenziazione filogenetica assai più moderna i gruppi con anello deiscenza incompleto, sagittale, passante per il piede dello sporoteca e con stomio laterale, appartenenti all'antica famiglia delle « *Polypo diaceae sensu lato* », come l'ha intesa il CHRISTENSEN (1938), e come an cora l'intende il REIMERS (1954), ma che ormai la maggioranza degl autori, come il CHING (1940), l'HOLTTUM (1946, 1949), il COPELAND (1947 MANTON e SLEDGE (1954), l'ALSTON (1956), il PICHI-SERMOLLI (1957 1959), ripartiscono non soltanto in un numero variabile di famiglie di stinte, ma addirittura di ordini separati. La loro modernità è inequ vocabilmente indicata dalla quasi generale uniformità dei numeri bas dei generi delle famiglie dell'ordine delle *Pteridales* (come le *Pterido ceae* sensu stricto, le *Sinopteridaceae*, le *Gymnogrammaceae*, le *Crypto grammaceae* e le *Adiantaceae*), di quelli delle famiglie dell'ordine dell *Aspidiales* (come le *Aspidiaceae* di COPELAND quali risultano dopo ave rimosso da esse le *Thelypteridaceae* di HOLTTUM e di CHING, le *Athyrio ceae* e le *Aspleniaceae*); di quelli dell'ordine delle *Polypodiales* s. str (come le *Polypodiaceae* s. str. e le *Grammitidaceae*).

Pur trattandosi di numeri base elevati, originati per paleopoli ploidia sui quali si è innestata la disploidia, queste felci seguono lar gamente il modello cariologico della uniformità cromosomica, tanto pe la microevoluzione (speciazione) quanto anche per la macroevoluzion (differenziazione di generi e famiglie).

Dal punto di vista sistematico la famiglia delle *Pteridaceae* sens lato, come l'ha intesa il COPELAND (1947) costituisce un gruppo etero genico, polifiletico, che va scisso in due gruppi distinti.

Soltanto i generi del secondo gruppo, che va nell'elenco del COPE LAND dal genere *Pteris* (n. 31) in poi, presentano il numero base $x = 2$ e $x = 30$, o ambedue.

Quelli del primo gruppo, comprendente i generi *Pteridium* e *Hi stiopteris*, sono caratterizzati da altri numeri completamente diversi come 32-34 e 50-52, e perciò costituiscono tutt'altra linea filetica.

Questa conclusione ha una notevole portata tassonomica: la re strinzione dell'ordine delle *Pteridales* e l'allargamento dell'ordine dell *Dicksoniales*, col passaggio del genere *Pteridium* dal primo al secondo

L'autonomia del genere *Pteridium* dal genere *Pteris* è un dat

mai definitivamente acquisito. L'esclusione da *Pteris* della specie ssica (*Pteris aquilina* L. 1753), dalla quale il genere ha tratto il me, è appoggiata dal numero monoploide $x = 52$ ben diverso dai nu-eri $x = 29$ o 30 che caratterizzano le specie di *Pteris*. D'altra parte *eridium* si differenzia per la coesistenza di un vero indusio con il so indusio rappresentato dal margine rovesciato della foglia, mentre *Pteris* si trova esclusivamente quest'ultimo. La cariologia e la mor-ogia non soltanto impongono di separare *Pteris* e *Pteridium* come ieri distinti, ma di collocarli addirittura in due famiglie e in due lini distinti: *Pteris* fa parte delle Pteridaceae dell'ordine delle Pteri-les; *Pteridium* delle Dennstaedtiaceae, intese in senso assai più ri-etto di quello di HOLTTUM e facenti parte dell'ordine delle Dickso-les.

La posizione del genere monotipico *Pteridium* ($n = 52$, $2n = 104$) $x = 52$ è vicina a quella di *Hypolepis*, anch'esso caratterizzato da = 52 e a quella di *Paesia* con $x = 26$, che probabilmente va ricondotto un più antico $x = 13$, molto comune fra le *Pteridophyta* primitive. *eridium* e *Hypolepis* sono quindi generi differenziati a livello tetra-ide da $x_2 = 26$, o addirittura ottoploide da $x = 13$. L'esuberanza ve-ativa dell'invadente e cosmopolita *Pteridium aquilinum*, trova una egazione logica nella sua costituzione citogenetica paleopoliploide; grande uniformità del suo corredo cromosomico sotto le più diverse tudini e nelle sue molteplici varietà sottospecifiche dimostra che il ema genetico della specie ha raggiunto nel suo alto livello paleopo-oide un equilibrio ottimale.

Nello stesso ordine delle *Dicksoniales* si osservano altri numeri base lto elevati, che assolutamente non possono ritenersi primitivi, ma ivati per una differenziazione generica verificatasi ad un livello ele-o di poliploidismo disploidizzato, di cui sono stati causa fenomeni ibridismo fra antichi numeri base fra loro differenti (disploidia per ploidia polibasica).

Così si osserva:

$x = 34$ (probabilmente da ricondurre ad $x = 17$), per *Cibotium* lf., *Culcita* Presl, e per alcune specie di *Dennstaedtia* Bernh. e di *dsaya* Dryander;

$x = 41$ per altre specie di *Lindsaya*;

$x = 43$ per *Microlepia* Presl;

$x = 44$ (forse da ricondurre a $x = 22$, o addirittura a $x = 11$) *Schizoloma* Gaudichaud (non Copeland), e per *Taenitis* Wild;
$x = 47$ per altre specie di *Lindsaya* e di *Dennstaedtia*;
$x = 65$ per *Dicksonia* e per *Dennstaedtia*.

Quest'ultimo numero monoploide ($x_2 = 65$) è molto significati perché probabilmente deriva anch'esso dal numero base più ant $x = 13$, comune a *Pteridium*. I generi *Dicksonia* e *Dennstaedtia* a x_2 65 sono quindi paleopoliploidi a livello pentaploide del numero mo ploide $x = 13$, comune ad altre *marginales* di Bower.

I numeri monoploidi elevatissimi e disparati delle *Dicksoniales* f niscono la testimonianza certa che si tratta di un gruppo di felci mo antico con pochi generi sopravviventi e differenziati da un ricco co plesso poliploide oggi decimato, al quale si può dare il rango di ordine, *Dicksoniales*, distinto da quello delle *Pteridales* sensu stri che è molto più omogeneo e quindi più recente.

La posizione indubbiamente molto antica di *Dennstaedtia* e di *Li saya*, e la diversità dei numeri base riscontrati in questi generi affi testimoniano che effettivamente si tratta di un complesso di molte li filetiche indipendenti, che ulteriori indagini possono suggerire di su videre ancora sia a livello generico sia a livello familiare. Holtt (1947, 1949) ha riunito in questo gruppo entità certamente estranee. opportunamente il Pichi-Sermolli (1958) ha definito le *Dicksoniales* tre famiglie solamente: le *Dicksoniaceae*, le *Dennstaedtiaceae* e le *Li saeaceae*. Si tratta di un ordine i cui fossili risalgono al Giurassico la cui posizione marginale dei sori rivela una remota relazione filet con le *Schizeales*.

Il polimorfo gruppo delle Felci gimnogrammoidi, cheilantoidi, adi toidi, pteroidi e vittaroidi, costituenti le famiglie delle *Gymnogram ceae*, *Sinopteridaceae*, *Adiantaceae*, *Vittariaceae*, *Pteridaceae* se stricto, sono tutte fra loro correlate per la comunanza dello st numero base $x = 29, 30$. Esse rappresentano un fascio di linee evolu affini, distinte e parallele, che si riallacciano alla famiglia assai pri tiva delle *Schizeaceae*, nelle quali l'odierno superstite genere *Lygod* presenta sempre lo stesso numero $x = 29, 30$, nonostante i lunghi riodi geologi che sono passati dal momento della separazione dei grandi gruppi. È probabile che $x = 30$ sia il numero originale, del q $x = 29$ sarebbe un derivato aneuploide, la cui tendenza a realizzarsi mantenuta tenacemente attraverso la filogenesi.

Questi fatti dimostrano che i processi genetici fondamentali della mutazione genica e della minuta istoriazione dei cromosomi, coadiuvati dalla ibridazione interspecifica e introgressiva, così importanti per la microevoluzione, possono essere proiettati assai addietro nel tempo e agire lungamente, mentre si differenziano famiglie e gruppi di famiglie sullo stesso modello di organizzazione nucleare, anche se per il numero base così elevato che lo caratterizza si deve postulare per esso un'origine ibridogena e poliploide. Non si può quindi dire che la poliploidia rappresenti un fattore di ristagno evolutivo; essa può ancora permettere un largo margine di evoluzione progressiva.

Nelle *Pteridaceae* sensu stricto, anche il genere *Pteris* deve essere ristretto rispetto ai limiti nei quali l'ha inteso COPELAND (1947); infatti devono esser tolte da esso le specie molto divergenti assegnate a *Lonchitis* L. con $x = 38$ e a *Anisosorus* Trev. con $x =$ ca. 50, perchè così *Pteris*, genere tipo delle *Pteridaceae*, rimane caratterizzata da $x = 29$ e 30.

Singramma quinata (Hk.) Carr. con $n = 116$ è ottoploide rispetto a $x = 29$; quindi anche *Singramma* J. Smith. va posto invece vicino a *Pteris* e, in accordo con CHING, va staccato da *Taenitis* Wild., dove lo pongono sia COPELAND sia HOLTTUM, perchè quest'ultimo è un genere completamente diverso con $x =$ ca. 44.

Le *Adiantaceae* Presl, come sono state definite da CHING (1940), comprendono soltanto il genere *Adiantum* L., con esclusione pertanto delle felci appartenenti alle *Gymnogrammaceae*, alle *Cryptogrammaceae* (*Ossychieae* e *Allosoreae*), alle *Sinopteridaceae* (*Cheilantheae*), alle *Vittariaceae*, che HOLTTUM (1947, 1949, 1954) e ALSTON (1956) invece vi includono. Il genere *Adiantum* costituisce una famiglia assai naturale, caratterizzata da una costruzione del soro in modo assolutamente inconfondibile, per gli sporoteci inseriti sulle nervature della pagina inferiore di lobi fogliari altamente specializzati, sporgenti rispetto al margine delle foglie e riflessi sulla superficie ventrale delle foglie. Le *Adiantaceae* mostrano un indubbio legame filetico con le *Pteridaceae* s. str., e *Gymnogrammaceae*, le *Sinopteridaceae* e le *Cryptogrammaceae*, anche in base al criterio cariologico, essendo le felci Adiantoidi (*Adiantaceae*), Gymnogrammoidi (*Gymnogrammaceae*), Cheilanthoidi (*Sinopteridaceae*) e Pteroidi (*Pteridaceae* sensu stricto) correlate fra loro dalla comunanza del numero base ($x = 29, 30$).

Il numero base delle *Vittariaceae* (*Antrophyum* e *Vittaria*) è $x =$ 30, e pertanto anche questo gruppo rappresenta una linea indipendent che trova la sua remota origine in un ceppo schizeoide, assieme all *Adiantaceae* di cui secondo HOLTTUM (1947, 1949) sarebbero una sotto famiglia, e alle felci gimnogrammoidi (*Pteridaceae* s. str., *Sinopterida ceae, Cryptogrammaceae*). Tutti questi gruppi sono sempre caratteriz zati dal numero $x = 29$ o 30. Questo numero va considerato molto an tico: esso si è tenacemente mantenuto passando direttamente dall *Schizeaceae* (*Lygodium*) alle *Pteridaceae,* alle *Adiantaceae* e alle altre felci gimnogrammoidi, e anche alle *Vittariaceae.*

La famiglia delle *Parkeriaceae,* stabilita da HOOKER (1825) com ordine, e mantenuta da DIELS 1900), CHING (1940), COPELAND (1947) PICHI-SERMOLLI (1959) e, col nome di *Ceratopteridaceae,* da MAXON (1926), è monotipica in quanto comprende il solo genere *Ceratopteri* Brongn.: si tratta di una felce omosporea molto singolare per la su annualità e per il suo abito acquatico, che si distingue anche per il su elevato numero base $x = 77$ ($n = 77$; $2n = 154$). Forse è un termin 14-ploide di una serie paleopoliploide a $x = 11$. Per quanto sia stat considerata in stretta relazione con le *Pteridales* come un tipo dege nerato, essa appare ben distinta dalle felci *Gymnogrammoidi* e *Chei lanthoidi,* che presentano invece in numero base $x = 29$ o 30, e all quali invece la associano come semplice tribù (*Ceratopteridae*) il BOWE (1928) e, sia pure dubitativamente il CHRISTENSEN (1938); appare pur ben distinta dalle felci *Adiantoidi,* anch'esse con $x = 29$ o 30, fra le qual il genere è stato relegato dall'HOLTTUM (1947) in una famiglia, *Adian taceae* s. l., da lui intesa in termini troppo vasti. Appare infine u elemento anomalo anche come famiglia distinta nell'ordine delle *Pteri dales,* ove l'ha collocata il PICHI-SERMOLLI (1959). Per la grandezza d cromosomi — carattere che ha in comune con le *Hymenophyllales* — per l'alto numero base, originatosi verosimilmente per paleopoliploidia, che ha in comune con l'antichissimo genere *Schizaea,* e che forse si evoluto da $x = 11$, le *Parkeriaceae* sono da considerare un gruppo iso lato assai antico, derivato da un gruppo molto primitivo, come si dev supporre per altri gruppi singolari delle *Pteridophyta* a posizione in certa. Sono propenso pertanto a considerarlo come un ordine distinto le *Parkeriales,* monotipico.

Anche nell'ordine delle *Aspidiales* la cariologia ha portato una rivoluzione tassonomica di non minore importanza di quella portata negli ordini delle *Pteridales* e delle *Dicksoniales*.

Le *Aspidiaceae* di COPELAND rappresentano un gruppo eterogeneo e quindi polifiletico, che deve essere suddiviso. Le *Aspidiaceae* in senso ristretto sono caratterizzate in maniera uniforme dai numeri base $x = 41$, 40 o 42; il gruppo delle *Thelypteridaceae* se ne distacca per generi aventi $x = 31$, 34, 35 e 36. Per questa profonda discordanza le due famiglie devono essere tenute separate.

La famiglia delle *Thelypteridaceae*, intesa secondo la definizione di HOLTTUM e di CHING, che già su base morfologica ne avevano felicemente riconosciuto il distacco dalle *Aspidiaceae*, è caratterizzata generalmente dal numero base $x = 36$, che è il numero monoploide chiave. Presenta eccezionalmente deviazioni aneuploidi nel solo genere *Thelypteris* Schmidel (dove si può scendere a $x = 35$, 34 e a numeri più bassi).

Nelle *Aspidiaceae*, dopo la remozione delle *Thelypteridaceae*, il numero monoploide chiave risulta $x = 41$, presente in ben diciassette generi. I generi con maggior numero di specie investigate a $n = 41$ sono *Dryopteris* e *Polystichum* ambedue con una serie di poliploidi a $n = 82$ - 123.

Le deviazioni aneuploidi di $x = 40$ in *Athyrium* Roth., *Tectaria* Cad. e *Quercifilix* Copel. e di $x = 42$ in *Cystopteris* Bernh. giustificano la separazione dalle *Aspidiaceae* anche delle *Athyriaceae*: sono così valorizzate tanto le caratteristiche della costruzione del soro e del relativo indusio, quanto le caratteristiche cariologiche e anatomiche. Il numero base $x = 40$ presenta in *Athyrium* una diffusione assolutamente generale, tanto da rappresentare il numero monoploide chiave della famiglia; da esso a sua volta è possibile raggiungere il livello tetraploide. Il numero $x = 40$ delle *Athyriaceae* è di per sé stesso evidentemente un antico poliploide, ma per la sua realizzazione si possono supporre varie modalità: può essere interpretato come quattro volte dieci o cinque volte otto, ma può rappresentare anche una deviazione aneuploide $41 - 1$. Quest'ultimo processo non è da escludere per le affinità che legano i generi *Athyrium* e *Tectaria* con generi di Aspidiaceae come *Dryopteris* e *Ctenitis*, e per il fatto che alla stessa famiglia si può ascrivere, per l'evoluzione del tipo di indusio, il genere *Cystopteris* Bernh. a $x = 42$, che potrebbe rappresentare l'opposta deviazione aneuploide $41 + 1$. Per l'aspetto dell'indusio *Athyrium* è stato anche supposto affine ad *Asplenium*, ma la diversità dei due gruppi è cariologicamente troppo forte per ammetterne una affinità stretta.

Le *Aspleniaceae* sono caratterizzate dalla costanza del numero mo noploide chiave molto elevato $x = 36$; presentano anche una forte poten zialità microevolutiva, numerose sono le specie e le sottospecie poli ploidi, e alto può essere il grado di poliploidia raggiunto (*Asplenium flabellifolium* Cav. : n = ca. 270, $2n$ = ca. 540).

Anche le *Lomariopsidaceae* con $x = 41$ gravitano sull'ordine delle *Aspidiales*. Le *Woodsiaceae* per il tipo di indusio che circonda il sor alla base, o in forma di coppa che poi si lacera in lacinie, o in forma di una corona di peli sottili, si potrebbe considerare come un gruppo cyatheiciforme a distribuzione artica e alpina. Per il numero base caratteristico $x = 41$ esse gravitano sull'ordine delle *Aspidiales*. Pertanto attraverso le *Woodsiaceae*, le *Aspidiales* hanno una remota ma ben evidente parentela con le *Cyatheales*.

Le *Davalliales* comprendono le due famiglie delle *Davalliaceae* Reichenbach e *Oleandraceae* Ching, che sono fra loro molto affini tanto che possono essere comprese nell'unica famiglia delle *Davalliaceae* (Copeland 1947, e Alston 1956). La loro affinità è stata discussa fra le *Polypodiaceae* e le *Aspidiaceae*. Hanno a comune con quest'ultime i numeri base $x = 40$ e $x = 41$, e quindi la loro posizione filogenetica non è dubbia. Le *Davalliales* sono quindi un gruppo epifitico differenziato dalle *Aspidiales*.

L'ordine delle *Blechnales* con l'unica famiglia delle *Blechnaceae* rappresenta una linea filetica molto antica, che ha subito un notevole differenziamento cariologico e morfologico durante la sua migrazione dall'emisfero australe, di dove è originaria, all'emisfero temperato boreale. Il genere *Blechnum*, che è comparativamente il genere primitivo possiede i numeri base disploidi $x = 28, 32, 34$; questa diversità cariologica è in rapporto con un polimorfismo elevato del genere di origine antartica, che ha dato anche un rappresentante largamente diffuso nell'emisfero boreale. *Woodwardia* con $x = 34$ è certamente in relazione con *Blechnum*, ma è più recente, d'origine tropicale. I generi *Lorinseria* Presl (*L. areolata* Presl = *Woodwardia areolata* Wagner) a $x = 35$ e *Anchistea* Presl (*Woodwardia virginica* L.) a $x = 35$ vanno evidentemente tenuti separati da *Woodwardia*, in quanto da esso derivati per aneuploidia, di cui si conferma così l'importanza nella evoluzione dei generi. Anche il genere *Stenochlaena*, ben differenziato per il fusto scandente e la perdita dell'indusio, presenta secondo Bower (1928) indubbi

linità morfologiche con le felci blechnoideae, e pertanto il suo numero ase $x = 73$ deve esser considerato in rapporto con la variabilità cario- gica riscontrata nella famiglia: si tratta probabilmente di un genere riginato anticamente per disploidia da un livello tetraploide.

Le *Onocleales* sono un piccolo gruppo filogeneticamente collegato a con le *Blechnales* sia con le *Cyatheales*, ma l'estrema eterogeneità ei numeri base, molto elevati, non permette ancora di portare luce lle affinità cariologiche di questi gruppi.

L'ordine delle *Polypodiales* sensu stricto a sori assolutamente nu- è costituito a mio avviso da due famiglie: le *Dipteridaceae* (con cui riallaccia alle *Matoniales* e alle *Gleicheniales*) e le *Polypodiaceae* sen- stricto, da cui alcuni autori tengono separate le *Grammitidaceae*.

Per la famiglia delle *Polypodiaceae* sensu stricto, come l'ha intesa COPELAND (1947), il più frequente numero base fondamentale è $x = 37$, considerarsi addirittura come il numero monoploide chiave di tutto gruppo, con lievi e saltuarie deviazioni disploidi o aneuploidi di una due unità in meno ($x = 36$ e più raramente $x = 35$), e $x = 33$.

I nomi dei generi possono essere raggruppati nella seguente tabella seconda del numero base (sono segnati con asterisco i generi aventi iù numeri base):

$= 37$: *Lepisorus* *, *Microsorium* *, *Campyloneurum*, *Ctenopteris*, *Drynaria*, *Platycerium*, *Polypodium*, *Pyrrosia*, *Grammitis*, *Xiphopteris*, *Ctenopteris*, *Anarthropteris*, *Prosaptia*.

$= 36$: *Lepisorus* *, *Microsorium* *, *Crypsinus* *, *Leptochilus*, *Loxogramme*, *Photinopteris*, *Phymatodes*.

$= 35$: *Lepisorus* *, *Belvisia*.

$= 33$: *Crypsinus* *, *Dipteris*.

Il genere *Dipteris*, per la sua primitività, per i suoi fossili risalenti Triassico, per il suo isolamento e per la sua probabile affinità con le *atoniaceae*, con le quali ha una probabile origine comune dal ceppo lle *Gleicheniales*, viene a trovarsi all'inizio della linea filetica delle *olypodiales*. Il BOWER lo separa nella piccola famiglia autonoma delle *ipteridaceae*, che il REIMERS (1954) pone addirittura a fianco delle *atoniaceae*: essa si distingue per il numero base $x = 33$, che si può condurre ad un più antico $x = 11$: si tratterebbe pertanto di un paleo- oliploide (esaploide). Non è da escludere che il numero $x = 37$, carat-

teristico delle *Polypodiaceae*, sia sorto per allopoliploidia fra un ceppo tetraploide a $n = 26$ del tipo delle *Matoniaceae* a $x = 13$ e un ceppo esaploide del tipo *Dipteris* a $x = 11$. La natura allopoliploide di $x = 3$ spiega le variazioni aneuploidi e, per reincrocio, anche il ritorno a numero $x = 33$. Infatti il genere *Crypsinus* a $x = 36$ e $x = 33$ rappresenta sempre un evidente collegamento delle *Dipteridaceae* con gli altri generi delle *Polypodiaceae*.

Il comune numero base $x = 37$ non consiglia il tener separato in una famiglia monotipica, le *Platyceriaceae* di CHING (1940), il genere *Platycerium*, che è soltanto uno dei rappresentanti più primitivi delle *Polypodiaceae*.

Analogamente il numero $x = 36$, comune ad altri generi di *Polypodiaceae*, non consiglia di tener separato il genere *Loxogramme* in una famiglia a parte, le *Loxogrammaceae* di CHING (1940).

L'individualità della famiglia delle *Polypodiaceae* sensu stricto una volta separata la piccola e ancestrale famiglia delle *Dipteridaceae* a $x = 33$, è quindi ben convalidata, con i numeri base $x = 37$, $x = 36$ $x = 35$.

L'origine aneuploide dei suoi numeri base, subordinati a quello fondamentale $x = 37$, è suffragata dalla loro presenza in uno stesso genere, come *Lepisorus* ($x = 37$, 36, 35) e *Microsorium* ($x = 37$, 36), dal fatto che *Belvisia* (*Hymenolepis*), con il numero base assai basso $x = 35$, è uno dei generi più specializzati e presumibilmente più distanti dai generi più primitivi a $x = 37$.

Anche il gruppo delle felci grammitoidi, per il carattere dei sori mancanti d'indusio, gravita sulle *Polypodiaceae*: l'HOLTTUM (1947) ha proposto di tenerlo distinto come famiglia autonoma, le *Grammitidaceae* (CHING 1940), molto prossima alla famiglia delle *Polypodiaceae* sensu strictiori. Le *Grammitidaceae*, avendo le spore globoso-tetraedriche senza episporio, sono separate dalle *Polypodiaceae* sensu strictiori, che hanno invece spore bilaterali. *Polypodiaceae* e *Grammitidaceae* sono rami evoluti da un comune e remoto ceppo di felci primitive ora rappresentate dalle *Gleicheniaceae*, e da un più recente ceppo rappresentato dalle *Matoniaceae* e dalle *Dipteridaceae*, con le quali dividono anche la stessa origine dalle regioni australi secondo la linea filetica *Matonia* → *Dipteris* → *Polypodium* → *Grammitis*. Lo stesso numero base $x = 37$ (*Grammitis*, *Xiphopteris*, *Ctenopteris*, *Prosaptia*, *Anarthropteris*) sottolinea la stretta affinità delle due famiglie; la ca

iologia è quindi impotente a confermarne la separazione, che può esser ostenuta soltanto in base a caratteri morfologici opportunamente vaiati.

* * *

Le felci eterosporee, adattate alla vita acquatica e fornite di sporocarpo, furono riunite nel gruppo delle *Hydropteridae*. Si tratta però i un gruppo non naturale, filogeneticamente eterogeneo. Queste piane presentano una notevole omoplasia nella realizzazione di un nuovo nodello di diaspora, in aggiunta di quella a livello delle spore propria elle *Filicidae* omosporee, e cioè la diaspora a livello dello sporocarpo, ostituito da un frammento di foglia e portante sia le micro- sia le marospore; nelle altre felci eterosporee (*Pteridospermopsida, Caytoniopida*) un nuovo modello di diaspora è stato invece raggiunto con altro neccanismo, e soltanto per le macrospore, e cioè a livello del seme, con invenzione di quest'organo.

Lo sporocarpo non è però omologo nei due principali tipi di *Hydropteridae*. In *Marsilea* gli sporocarpi sono bisessuali contenendo tanto nicrosporoteci quanto macrosporoteci; in *Salvinia* sono unisessuali, alcuni contenenti soltanto microsporoteci, altri soltanto macrosporoteci. Ma il carattere differenziale più saliente è che in *Marsilea* lo sporocarpo è equivalente all'intero segmento fertile di una foglia di una felce schizeoide, e quindi la sua parete è omologa ad un paio di pinne sterili ogliari specializzate, mentre in *Salvinia* lo sporocarpo è equivalente d un singolo soro, e la sua parete è quindi omologa ad un indusio nodificato.

I due tipi di piante costituiscono quindi almeno due ordini distinti: *Marsileales* e le *Salviniales*, aventi una diversa radice filogenetica: uella delle *Marsileales* è da rintracciare nelle *Schizeales* (Bower 1923-928; Eames 1936), o nelle *Cyatheales*; quella delle *Salviniales* nelle *Hymenophyllales* (Bower 1923-1928; Eames 1936; Campbell 1940).

I due ordini hanno una stretta parentela con le *Filicidae*, e pertanto la soluzione tassonomica più pratica e più aderente alla filogenesi è uella adottata da Smith (1938) e da Alston (1959) di porli di seguito spettivamente alle *Schizeales* e alle *Hymenophyllales*. Ma da un punto di vista generale, nel quadro della filogenesi dei livelli di organizzazione delle *Cormophyta*, essi possono ben essere considerati i rappresentanti di due sottoclassi: le *Marsileidae* e le *Salviniidae*, poste allo esso livello gerarchico delle *Filicidae*, per quanto da esse derivate

(Pichi-Sermolli 1958), o meglio, come io preferisco fare per chiarezz di esposizione didattica, come due classi: le *Marsileata* e le *Salviniat* (Nakai 1949; Reed 1954), elevate allo stesso rango delle *Filicopsida* delle *Pteridospermopsida* e delle *Caytoniopsida*. La diaspora realizzat rispettivamente a livello delle spore, oppure a livello dello sporocarpo ovvero a livello del seme, nell'ambito delle *Pteridophyta*, e la divers natura della sporocarpo dei due gruppi, giustifica questo punto di vista

Le *Marsileales* si dividono in due famiglie, le *Marsileaceae* e le *Pi lulariaceae*, a seconda che lo sporocarpo è bivalve o quadrivalve; il nu mero base di queste ultime $x = 13$ rappresenta indubbiamente la con servazione di un numero base remoto, che nelle *Schizeaceae* si è fors perduto, e i numeri base delle prime $x = 16$ o 20, da ricondurre proba bilmente a $x = 8$ e $x = 10$, sono certamente numeri base molto bassi quindi antichi.

Le *Salviniales* si dividono anch'esse in due famiglie, le *Salviniacea* e le *Azollaceae*, le une a fillotassi ternaria e senza radici, le altre a fillo tassi binaria e con radici, e i cui numeri base rispettivi, $x = 9$ e $x =$ 11, rappresentano anch'essi la conservazione di una condizione cario logica ancestrale, che si mantiene tuttora anche nelle *Hymenophyllales*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
PSILOTOPSIDA				
PSILOTACEAE				
um $x_2 = 52$ (x = 13)				
dum Wall.	52-54	—	dipl. (8-pl.)	MANTON 1942, 1950
n (L.) Beauv. (*P. triquetrum* Sw.)	—	c. 100	dipl. (8-pl.)	MANTON 1950
n (L.) Beauv.	100 ± 10	200±15	tetrapl. (16-pl.)	BIERHORST 1953
n (L.) Beauv.	—	c. 200	tetrapl. (16-pl.)	BIERHORST 1958
n (L.) Beauv.	Meiosi irr.	159 (= 156+3)	tripl. (12-pl.)	NINAN 1956
n (L.) Beauv.	104	208	tetrapl. (16-pl.)	NINAN 1956
n (L.) Beauv.	Meiosi irr.	c. 156	tripl. (12-pl.)	FABBRI 1960
n (L.) Beauv.		c. 156	tripl. (12-pl.)	FABBRI 1960
trum	48	—	dipl. (8-pl.)	GUIGNARD 1894
trum	c. 50	—	dipl. (8-pl.)	ROSEN 1896
trum	—	100	dipl. (8-pl.)	MEYER K. 1928
trum	52	—	dipl. (8-pl.)	OKABE 1929
trum *bivalens*	104	—	tetrapl. (16-pl.)	OKABE 1929
trum Sw.	c. 100	c. 200	tetrapl. (16-pl.)	MANTON 1942
trum Sw.	> 93	—	tetrapl. (16-pl.)	BARBER 1957
trum Sw.	> 95	—	tetrapl. (16-pl.)	BARBER 1957
trum Sw.	c. 104	—	tetrapl. (16-pl.)	BARBER 1957
trum Sw.	102-104	—	tetrapl. (16-pl.)	BARBER 1957

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
Fam. TMESIPTERIDACEAE				
Tmesipteris $x_2 = 104$ ($x = 13$)				
billardieri Endl.	204-210	—	tetrapl. (32-pl.)	Barber 1954
fowerakeri Barber	102-105	—	dipl. (16-pl.)	Barber 1954
ovata Wakefield	204-210	—	tetrapl. (32-pl.)	Barber 1954
parva Wakefield	102-105	—	dipl. (16-pl.)	Barber 1954
tannensis (Spreng.) Bernh.	c. 100	—	dipl. (16-pl.)	Yeates 1925
tannensis (Spreng.) Bernh	> 200	> 400	tetrapl. (32-pl.)	Manton 195
truncata R. Br.	204-210	—	tetrapl. (32-pl.)	Barber 1954
tugana Barber	102-105	—	dipl. (16-pl.)	Barber 1954
Classis LYCOPSIDA				
Subclassis LYCOPODIIDAE				
Ordo LYCOPODIALES				
Fam. LYCOPODIACEAE				
Lycopodium x = 11, 12, 13, 17.				
Huperzia (Selago) x = 11				
Selago L.	—	88	ottopl.	Harmsen, i et Löve 1
Selago L.	melosi irr.	c. 260	24-pl.?	Manton 195
Selago L. ssp. *Selago*	—	264	24-pl.	Löve et Lö

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
) L.				
appressum (Desv.) D. Löve	—	264	24-pl.	Löve et Löve 1958
lum Michx.	—	264	24-pl.	Löve et Löve 1958
lum Michx.	132	—	24-pl.	Mehra et Verma 1957*a*
lum Michx. *L. reflexum* Sw.)	meiosi irr.	c. 405	36-pl.?	Ninan 1958
a (Selago p. p., Subselago, naria) x = 17				
ltoni Spring.	136	—	16-pl.	Ninan 1958*b*
ltoni Spring. *etiolatum* C. B. Clarke *taxifolium* Spring.)	136	—	16-pl.	Ninan 1958*b*
stachys Spring. *phyllanthum* Hook. et Arn.)	136	—	16-pl.	Ninan 1958
naria L.	136	—	16-pl.	Ninan 1958
um Hamilt.	c. 165-170	—	20-pl.	Mehra et Verma 1957*a*
um Hamilt.	136	—	16-pl.	Ninan 1958
osum Forst. *L. ulicifolium* [Vent.] Hook.)	136	—	16-pl.	Ninan 1958
osum Hook. et Grev.	136	—	16-pl.	Ninan 1958
s x = 13				
nianum L.	—	78	esapl.	Löve et Löve 1958
um L.	104	—	16-pl.	Ninan 1958*a*
tum L.	78	—	dodecapl.	Manton 1950
tum L.	78	—	dodecapl.	Sorsa 1958
tum L.	—	156	dodecapl.	Löve et Löve 1958

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
Lycopodium s. strictiss. x = 17				
annotinum L.	—	c. 66	tetrapl.?	Ehrenberg
annotinum L.	—	c. 50	tripl.?	Dunlop 19
annotinum L.	c. 34	c. 68	tetrapl.	Manton 19
annotinum L. ssp. *annotinum*	—	c. 23-26	—	Hadac et Hasko
annotinum L. ssp. *annotinum*	—	68	tetrapl.	Löve et Lö
annotinum L. v. *alpestre* Hartm.	—	66	tetrapl.?	Harmsen, et Löve
annotinum L. ssp. *alpestre* (Hartm.) Löve et Löve	—	68	tetrapl.	Löve et Lö
clavatum L.	c. 14	—	—	Baranov 19
clavatum L.	—	c. 58	—	Ehrenberg
clavatum L.	34	c. 68	tetrapl.	Manton 19
clavatum L.	34	—	tetrapl.	Mehra et Verm
clavatum L. ssp. *clavatum*	—	68	tetrapl.	Löve et L
clavatum var.	—	c. 60	—	Dunlop 19
clavatum L. ssp. *monostachyum* (G. & H.) Sel.	—	68	tetrapl.	Löve et L
clavatum L. ssp. *monostachyum* (Fern. & Biss.) Löve et Löve	—	68	tetrapl.	Löve et L
obscurum L.	—	c. 50	—	Dunlop 19
obscurum L.	—	68	tetrapl.	Löve et L

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
sium x = 11, 12, 17				
num L.	—	44	tetrapl.	HARMSEN, in LÖVE et LÖVE 1948
num L.	24-25	c. 48	tetrapl.	MANTON 1950
num (L.) Rothm.	—	c. 38-40	—	HADAC et HASKOVA 1956
num (L.) Rothm.	—	48	tetrapl.	LÖVE et LÖVE 1958
eps (Wallr.) Löve et Löve sp. *anceps*	—	c. 48	tetrapl.	LÖVE et LÖVE 1958
eps (Wallr.) Löve et Löve sp. *flabelliforme* (Fern.) Löve et Löve	—	c. 48	tetrapl.	LÖVE et LÖVE 1958
planatum L.	—	22	dipl.	HARMSEN, in LÖVE et LÖVE 1948
planatum L.	—	44	tetrapl.	HARMSEN, in LÖVE et LÖVE 1948
planatum L. *elongatum*	—	40	—	DUNLOP 1949
oense Franchet et Savatier	34	—	tetrapl.	MEHRA et VERMA 1957*a*
ghtianum Wall. ex Hook. et Grev.	48	—	ottopl.	NINAN 1958
lloglossum x = 17?				
mmondii Kunze	—	502-510	30-pl.?	BLACKWOOD 1953
oclassis SELAGINELLIDAE				
lo SELAGINELLALES				
m. SELAGINELLACEAE				
ginella x = 9, 11				
pidata Spring.	—	22	dipl.	TSCHERMAK-WOESS et DOLEZAL-JANISCH 1959

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimento bibliografico
denticulata (L.) Link	9	18	dipl.	Manton 1950
Emiliana	8	—	—	Denke 1902
grandis	—	16-17	—	Heitz 1926
helvetica (L.) Link	—	18	dipl.	Manton 1950
helvetica (L.) Link	—	18	dipl.	Reese 1951
Martensii	—	52-57	esapl.?	Heitz 1926
Ouvrardii	—	20-22	—	Heitz 1926
rupestris (L.) Spring.	—	> 12	—	Dunlop 1949
selaginoides (L.) Link	—	18	dipl.	Reese 1951
serpens	8	—	—	Denke 1902
spinulosa A. Br.	9	18	dipl.	Manton 1950
Vogelii	—	16	—	Heitz 1926

Subcl. LEPIDODENDRIDAE

Ordo ISOËTALES

Fam. ISOËTACEAE

Isoëtes $x = 11$; $x_2 = 10$

asiatica ($x = 11$)	—	22	dipl.	Takamine 192
coromandelina L.	16	—	—	Ekambaran et Katanathan
coromandelina L.	—	22+1 framm.	dipl.	Abraham et Ninan 19
coromandelina L.	—	33+1 framm.	tripl.	Abraham et Ninan 19
echinospora Dur.	—	22-24	dipl.	Ehrenberg 19

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ospora Dur. = *tenella* Lem. Dew.	—	c. 100	—	Ehrenberg 1945
ospora Dur.	—	> 100	—	Manton 1950
osporum	11	—	dipl.	Ekstrand 1920
ix Dur. ($x_2 = 10$)	10	20	dipl.	Manton 1950
ica Al. Br.	—	43-45	tetrapl.	Takamine 1921
ica Al. Br.	33	—	esapl.	Yuasa 1935
tris L.	—	c. 105	decapl.	Ehrenberg 1945
tris L.	54-56	> 100	decapl.	Manton 1950
ata *. Braunii* (Durr.) Reed	—	24-26	—	Dunlop 1949
athkumarani Rao.	—	66	esapl.	Abraham et Ninan 1958

SPHENOPSIDA

lassis EQUISETIDAE

EQUISETALES

. EQUISETACEAE

etum (x = 9) $x_2 = 108$

se L.	c. 115	—	—	Beer 1913
se L.	—	c. 58	—	Lenoir 1922
se L.	—	c. 30	—	Lenoir 1926
se L.	115-120	—	—	Hagerup 1941
se L.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 1950

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimento bibliografico
debile Roxb.	108	—	dipl. (24-pl.)	Ninan 1955
debile Roxb.	108	—	dipl. (24-pl.)	Mehra et
diffusum D. Don	108	—	dipl. (24-pl.)	Mehra et
hiemale L.	115-120	—	—	Hagerup 19
hiemale L.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 19
limosum L.	45-50	—	—	Bönicke 19
limosum L.	—	24	—	Steinecke Tischler
limosum L.	115-120	—	—	Hagerup 19
limosum L.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 19
litorale Kuhlw.	meiosi irr.	—	—	Manton 19
maximum Lam.	115-120	—	—	Hagerup 19
maximum Lam.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 19
Moorei Newm.	meiosi irr.	—	—	Manton 19
palustre L.	—	c. 140	—	Lenoir 193
palustre L.	16	—	—	Szakien 19
palustre L.	115-120	—	—	Hagerup 19
palustre L.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 19
pratense Ehrh.	115-120	—	—	Hagerup 19
pratense Ehrh.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 19
ramosissimum Desf.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 19
ramosissimum Desf. v. *altissimum* A. Br.	108	—	dipl. (24-pl.)	Mehra et
robustum A. Br.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	Manton 19

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ides Michx.	115-120	—	—	HAGERUP 1941
ides Michx.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	MANTON 1950
icum L.	115-120	—	—	HAGERUP 1941
icum L.	c. 108	—	dipl. (24-pl.)	MANTON 1950
odon A. Br.	meiosi irr.	prob. 216	dipl. (24-pl.)	MANTON 1950
atum Schleich.	115-120	—	dipl. (24-pl.)	HAGERUP 1941
atum Schleich.	c. 108	—	—	MANTON 1950

FILICOPSIDA

PORANGIATAE

lassis OPHIOGLOSSIDAE

OPHIOGLOSSALES

. *OPHIOGLOSSACEAE*

hium $x = 15$; $(x_2 = 45)$

le R. Br.	45	—	esapl. (dipl.)	BROWNLIE 1958
olium Wall.	90	—	12-pl. (tetrapl.)	MANTON et SLEDGE 1954
tum Spreng. *issectum*	45	—	esapl. (dipl.)	BRITTON 1953
tum Spreng. *issectum*	45	—	esapl. (dipl.)	WAGNER 1955
tum Spreng. *bliquum* (Muhl.) Fern.	45	—	esapl. (dipl.)	BRITTON 1953
tum Spreng. *bliquum* (Muhl.) Fern.	45	—	esapl. (dipl.)	WAGNER 1955
latum (Gmel.) Angst. *angustisegmentum* (P. & M.) sen	45	—	esapl. (dipl.)	WAGNER 1955

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
lanuginosum Wall.	90	—	12-pl. (tetrapl.)	Manton et Sledge
lanuginosum Wall.	—	180	12-pl. (tetrapl.)	Ninan 1956
lanuginosum (Wall.) Hk. et Grev. v. *tipicum*	90	180	12-pl. (tetrapl.)	Ninan 1956
lunaria (L.) Sw.	48	—	—	Hagerup 1
lunaria (L.) Sw.	45	—	esapl. (dipl.)	Manton 193
lunaria (L.) Sw.	45	—	esapl. (dipl.)	Wagner et Lord 1
lunaria (L.) Sw. v. *onondagense* (Underw.) Clute	c. 90	—	esapl. (tetrapl.)	Wagner 19
matricariaefolium A. Br.	c. 90	—	esapl. (tetrapl.)	Wagner 19
matricariaefolium A. Br.	90	—	esapl. (tetrapl.)	Wagner et Lord
minganense Vict.	90	—	12-pl. (tetrapl.)	Wagner et Lord 1
multifidum (Gmel.) Rupr.	45	—	esapl. (dipl.)	Wagner 19
obliquum	—	> 100	—	Chamberla
oneidense (Gilbert) House	45	—	esapl. (dipl.)	Wagner 19
pumicola Coville	45	—	esapl. (dipl.)	Wagner 19
simplex E. Hitch.	45	—	esapl. (dipl.)	Wagner 19
simplex E. Hitch. v. *tenebrosum* (A. A. Eat.) Clausen	45	—	esapl. (dipl.)	Wagner 19
ternatum Sw.	44	—	—	Okuno 19
virginianum (L.) Sw.	91-92	—	12-pl. (tetrapl.)	Britton 1
virginianum (L.) Sw.	92	—	12-pl. (tetrapl.)	Wagner 19
virginianum (L.) Sw.	90	—	12-pl. (tetrapl.)	Gopal-Iyengar

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
inthostachys $x_2 = 47$				
nica (L.) Hk.	40-60	—	—	Beer 1906
nica (L.) Hk.	92-94	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
nica (L.) Hk.	94	188	tetrapl.	Ninan 1956*b*, 1958*b*
oglossum $x = 15$; $(x_2 = 120)$				
isonii (Clarke) d'Almeida	120	—	16-pl. (dipl.)	Ninan 1958*b*
ceum A. Cunn.	c. 360	—	48-pl. (esapl.)	Brownlie 1958
tum R. Br. *. fibrosum* Schum.)	120	—	16-pl. (dipl.)	Ninan 1956*b*
tum R. Br.	c. 116	—	aneupl.	Manton 1959
icum	c. 172	—	—	Yuasa 1934
sum	> 100	—	—	Maheshwari et Singh 1934
ineum Willd.	c. 120	—	16-pl. (dipl.)	Ninan 1958*b*
nicum L.	125-130	—	16-pl. c.	Manton 1950
nicum L.	240	—	32-pl. (tetrapl.)	Ninan 1956*b*
nicum L. *. coriaceum* Claussen *O. coriaceum* A. Cunn.)	510	—	68-pl.	Verma 1957
nicum Miyabe et Kudo	240	—	32-pl. (tetrapl.)	Verma 1957
caule L.	240	—	32-pl. (tetrapl.)	Ninan 1956*b*
caule L. fil. *tenerum*	120	—	16-pl. (dipl.)	Ninan 1958*b*
caule L. fil. *typicum*	120	—	16-pl. (dipl.)	Ninan 1958*b*
caule L. fil. *S*	240	—	32-pl. (tetrapl.)	Ninan 1958*b*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimen bibliogra
nudicaule L. fil. v. *4*	240	—	32-pl. (tetrapl.)	Ninan 1958*b*
nudicaule L. fil. v. *5*	240	—	32-pl. (tetrapl.)	Ninan 1958*b*
nudicaule L. fil. v. *6*	240	—	32-pl. (tetrapl.)	Ninan 1958*b*
pendulum L.	c. 370 (370-380)	—	50-pl. c.	Manton et Sledge
petiolatum Hook.	c. 510	—	68-pl.	Manton et Sledge
petiolatum Hook.	510-515	—	68-pl. c.	Verma 1956
polyphyllum A. Br. apud Seubert (*O. Aitchisonii* [Clarke] D'Almeida oppure *O. Capense* Sw.)	116	—	aneupl.	Verma 1956
polyphyllum A. Br. apud Seubert	120	—	16-pl. (dipl.)	Verma 1957
polyphyllum A. Br. apud Seubert	122	—	aneupl.	Verma 1957
reticulatum	100-120	—	16-pl. (dipl.)	Burlingame
reticulatum L.	436	—	58-pl. aneupl.	Abraham et Ninan
reticulatum L.	451	—	60-pl. aneupl.	Abraham et Ninan
reticulatum L.	564	—	aneupl.	Abraham et Ninan
reticulatum L.	566	—	aneupl.	Abraham et Ninan
reticulatum L.	572	—	aneupl.	Abraham et Ninan
reticulatum L.	630	1260	84-pl.	Abraham et Ninan 1 Ninan 1956*a* 1956*b*, 1958
reticulatum L.	c. 435	—	58-pl. c.	Ninan 1958*b*
reticulatum L.	c. 450	—	60-pl. c.	Ninan 1958*b*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
latum L.	480	—	64-pl. (ottopl.)	NINAN 1958*b*
latum L.	495	—	66-pl.	NINAN 1958*b*
latum L.	c. 570	—	aneupl.	NINAN 1958*b*
ale Kom.	240	—	32-pl. (tetrapl.)	VERMA 1957
tum L.	—	c. 344	—	EHRENBERG 1945
tum L.	250-260 (c. 256)	—	34-pl.	MANTON 1950
tum L.	340-346	—	(46-pl.) aneupl.	VERMA 1956
tum L.	385-390	—	aneupl. (52-pl.?)	VERMA 1956
tum L.	410	—	aneupl.	VERMA 1956
tum L.	410-420	—	aneupl. (56-pl.?)	VERMA 1956
tum L.	465-475	—	aneupl.	VERMA 1956
tum L.	480	—	64-pl. (ottopl.)	VERMA 1956
tum L.	515-520	—	aneupl. (68-pl.?)	VERMA 1956
tum L.	c. 570	—	aneupl.	NINAN 1958*b*
tum L.	240	—	32-pl. (tetrapl.)	VERMA 1958*b*
tum L.	247-251	—	aneupl.	VERMA 1958*b*
tum L. forma	meiosi irr. > 400	—	aneupl.	VERMA 1956
assis **MARATTIDAE**				
MARATTIALES				
ANGIOPTERIDACEAE				
teris x = 10 (x_2 = 40)				
	—	c. 80	4-pl. (dipl.)	DE LITARDIÈRE 1920

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimento bibliografico
evecta (Forst.) Hoffm.	80	—	8-pl. (tetrapl.)	Manton et Sledge
evecta (Forst.) Hoffm.	40	—	4-pl. (dipl.)	Mehra et H. P. Sin
evecta (Forst.) Hoffm.	80	160	8-pl. (tetrapl.)	Ninan 1956
d'Urvilleana	—	c. 80	4-pl. (dipl.)	de Litardière
hypoleuca de Vriese	40	—	4-pl. (dipl.)	Manton et Sledge
Fam. MARATTIACEAE				
Marattia x = 13 ($x_2 = 38$ o $x_2 = 78$)				
fraxinea	—	c. 72	6-pl. (dipl.)	de Litardière
fraxinea Sm.	78	156	12-pl. (tetrapl.)	Ninan 1956
fraxinea Sm.	40	—	—	Walker T. Manton 1
B) *PROTOLEPTOSPORANGIATAE*				
Subclassis OSMUNDIDAE				
Ordo OSMUNDALES				
Fam. OSMUNDACEAE				
Leptopteris x = 22				
Frazeri (Hk. et Grev.) Presl	22	—	dipl.	Manton 195
hymenophylloides (A. Rich.) Presl	22	—	dipl.	Manton 195
hymenophylloides (A. Rich.) Presl	22	—	dipl.	Brownlie 1
superba	—	c. 42	dipl.	de Litardière
superba (Col.) Presl	22	—	dipl.	Manton 195
superba (Col.) Presl	22	—	dipl.	Brownlie 1

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
da x = 22				
liaefolia Copel.	22	44	dipl.	Okuno 1936
nomea L.	22	—	dipl.	Yamanouchi 1910
nomea L.	22	—	dipl.	de Litardière 1920
nomea L.	22	44	dipl.	Okuno 1936
nomea L.	22	—	dipl.	Manton 1950
nomea L.	22	—	dipl.	Britton 1953
niana L.	22	—	dipl.	Manton 1950
is Hort.	22	—	dipl.	Manton 1950
ica Thunb.	22	44	dipl.	Okuno 1936
ica Bl.	c. 42	c. 42	apog.	Sarbadhikari 1939
ica Bl.	22	—	dipl.	Manton 1950
ica Bl.	22	—	dipl.	Manton 1954*b* Manton et Sledge 1958
ris Hort.	22	—	dipl.	Manton 1950
ris Hort. ***urea***	20	—	dipl.	Digby 1919
s L.	22	—	dipl.	Guignard 1899
s L.	22	—	dipl.	Strasburger 1900
s L.	22	—	dipl.	de Litardière 1920
s L.	22	—	dipl.	Manton 1932
s L.	—	± 79	c. tetrapl.	Lawton 1936
s L.	22	44	dipl.	Manton 1932, 1939, 1945, 1950

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimento bibliografico
regalis L.	meiosi irr.	66	tripl. ster.	MANTON 1932
regalis L.	44	88	tetrapl.	MANTON 1932
regalis L.	22	44	dipl.	NINAN 1956b
regalis L.	22	—	dipl.	MANTON 1950
Todea x = 22				
barbara (L.) Moore	22	—	dipl.	MANTON 1950

C) *LEPTOSPORANGIATAE*

Subclassis FILICIDAE

Ordo SCHIZAEALES

Fam. SCHIZAEACEAE

Aneimia $x_2 = 38$; (x = 19)

obliqua	76	—	tetrapl. (8-pl.)	FRIEBEL 1932
Phyllitidis	76	—	tetrapl. (8-pl.)	FRIEBEL 1932
Phyllitidis (L.) Sw.	76	—	tetrapl. (8-pl.)	MANTON et SLEDGE
rotundifolia	38	—	dipl. (4-pl.)	FRIEBEL 1932
rotundifolia Schrad.	38	—	dipl. (4-pl.)	MANTON et SLEDGE

Lygodium $x_2 = 29, 30$ (x = 15)

circinnatum (Burm.) Sw.	29	—	dipl.	MANTON et SLEDGE
circinnatum (Burm.) Sw.	—	116	tetrapl.	MANTON et SLEDGE
japonicum	—	c. 90	tripl.	DE LITARDIÈRE

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
cum (Thumb.) Sw.	c. 45	—	—	Clarke 1936
cum (Thumb.) Sw.	58	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
ns (L.) Sw.	30	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
ea $x_2 = 77$ $(x = 11)$				
la Wakefield	77	—	dipl.	Lovis 1958
MARSILEALES				
MARSILEACEAE				
ea $x = 16, 20.$				
nondii A. Br.	32	32	tetrapl. apog.	Strasburger 1907
nondii A. Br.	c. 105	—	—	Gustavsson 1935
nondii A. Br. *gmentosa*	c. 105	—	dipl.	Gustavsson 1935
R. Br.	16	—	dipl.	Strasburger 1907
R. Br.	meiosi irr.	± 64	—	Feller 1953
A. Br.	16	—	dipl.	Strasburger 1907
	20	40	dipl.	Mehra et Loyal 1958
	—	60	tripl. sterile	Mehra et Loyal 1958
A. Br.	16	—	dipl.	Strasburger 1907
olia L.	16	—	dipl.	Strasburger 1907
olia L.	16	—	dipl.	de Litardière 1920
olia L.	16	—	dipl.	Marchall 1925
olia L.	c. 50-70	—	—	Gustavsson 1935

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
quadrifolia L.	16	—	dipl.	Tarnavschi Tischler
vestita Hk. et Grev.	16	—	dipl.	Strasburge
Regnellidium x = 16				
diphyllum Lindm.	16	—	dipl.	Chrysler et Johns
Fam. PILULARIACEAE				
Pilularia x = 13				
globulifera L.	—	26	dipl.	de Litardi
globulifera L.	13	—	dipl.	Joergensen
Ordo PTERIDALES (x = 15)				
Fam. PTERIDACEAE				
Acrostichum x = 30				
aureum L.	30	60	dipl.	Manton et Sledg
aureum L.	30	—	dipl.	Manton
daneifolium Langsd. et Fisch.	30	—	dipl.	Manton et Sledg
Actiniopteris x = 29				
australis (L. f.) Link	58	« 58 »	dipl. apog.	Mehra et 1960
australis (L. f.) Link	87	« 87 »	tripl. apog.	Mehra et 1960
radiata (Koen. ex Poir.) Link *	87	87	tripl. apog.	Manton et Sledg Manton 19

* In Manton et Sledge 1954 questa specie è considerata come *A. australis* (L. fil.) Link.

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
x = 29, 30				
honeura Alston	29	—	dipl.	WALKER T. in MANTON 1959
a	58	58	dipl. apog.	SHIFFERDECKER 1957
irens Willd.	58	—	tetrapl.	WALKER T. in MANTON 1959
ita L.	« 58 »	58	dipl. apog.	WALKER in MANTON et SLEDGE 1954 e in MANTON 1959
ita	87	—	esapl.	SHIFFERDECKER 1957
ni Bak.	29	—	dipl.	WALKER T. in MANTON 1959
ooniana Kuhn	29	—	dipl.	MANTON 1959
sa T. G. Walker	« 58 »	58	dipl. apog.	WALKER T. G. 1958
a L.	—	c. 60	dipl.	DE LITARDIÈRE 1920
a L.	58	58	dipl. apog.	MANTON 1950
a L.	c. 120	c. 120	tetrapl. apog.	MANTON 1950
a L.	—	c. 60	dipl.	TSCHERMAK-WOESS et DOLEZAL-JANISCH 1959
a L.	58	« 58 »	dipl. apog.	MEHRA et VERMA 1960
a L. *lbolineata* Hook.	—	c. 80	—	DE LITARDIÈRE 1920
a L. *lbolineata* Hook.	c. 90	c. 90	tripl. apog.	MANTON 1950
a L. *lbolineata*	87	—	esapl.	SHIFFERDECKER 1957
a *lbolineata* W. J. Hook	—	c. 60	dipl.	TSCHERMAK-WOESS et DOLEZAL-JANISCH 1959
a *ristata*	116	—	ottopl.	SHIFFERDECKER 1957

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
cretica L. v. *Ouwrardii*	—	c. 120	tetrapl.	de Litardièr
cretica L. v. *Ouwrardii*	90	—	tripl.	Vazart 195
cretica v. *parkeri*	87	—	esapl.	Shifferdecr
cretica v. *wimsetti*	116	—	ottopl.	Shifferdecr
dentata	—	c. 64	—	de Litardièr
dentata Forsk.	29	—	dipl.	Walker T. Manton 1
ensiformis	—	—	dipl.	Manton 19
ensiformis Burm.	58	—	tetrapl.	Manton et Sledge
ensiformis v. *victoriae*	64	—	—	Friebel 19
ensiformis v. *victoriae*	58	—	tetrapl.	Shifferdecr
intricata C. H. Wright	58	—	tetrapl.	Walker T. Manton 1
linearis Poir.	« 58 »	58	dipl. apog.	Walker in et Sledge
longifolia	58	—	tetrapl.	Vazart 195
longifolia L.	58	—	tetrapl.	Shifferdecr
longifolia L.	58	c. 58	dipl. apog.	Fabbri 19 pubbl.
longifolia L.	—	116	tetrapl.	Tschermak- et Dolez Janisch 1
marginata Bory	29	—	dipl.	Manton 19
multiaurita Ag.	29	—	dipl.	Walker in et Sledge
multifida	—	c. 110	—	de Litardièr

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
da	40	—	—	Yuasa 1941
da Poir	58	—	tetrapl.	Mehra et Verma 1960
Beddome *P. quadriaurita* Retz. v. *lu-*).	29	58	dipl.	Walker T. G. 1958
aurita	—	—	dipl. apog.	Manton 1953
aurita Retz. sensu lato	29	—	dipl.	Mehra et Verma 1960
aurita Retz. var.	29	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
aurita *rgyraea*	87	—	esapl.	Shifferdecker 1957
aurita Retz. *idens* sensu Beddome	29	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
aurita *icolor*	c. 145	—	decapl.	Shifferdecker 1957
oniana	c. 116	c. 116	tetrapl. apog.	Shifferdecker 1957
ata	58	—	tetrapl.	Shifferdecker 1957
hylla Wall.	29	—	dipl.	Mehra et Verma 1960
sis Hieron.	29	—	dipl.	Walker T. in Manton 1959
a	60-65	—	—	Calkins 1897
a	32	—	—	Gregory 1904*a*, 1904*b*
a	—	c. 190	—	de Litardière 1920
a	c. 116	—	ottopl.	Shifferdecker 1957
a R. Br.	c. 120	—	ottopl.	Brownlie 1957
ita	58	—	tetrapl.	Shifferdecker 1957
sa	116	116	tetrapl. apog.	Shifferdecker 1957

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim. bibliogr.
umbrosa v. *juvanti*	116	—	ottopl.	Shifferdec
vittata L.	58	—	tetrapl.	Manton et Sledg
vittata L.	58	—	tetrapl.	Manton 19
vittata L.	58	—	tetrapl.	Mehra et 1960
Schizoloma x = 44				
ensifolia (Sw.) J. Sm.	88	—	tetrapl.	Manton et Sledg
tenerum (Dry.) Hollt.	88	—	tetrapl.	Manton 19
Fam. SYNOPTERIDACEAE				
Cheilanthes x = 29, 30				
farinosa (Forsk.) Kaulf.	30	—	dipl.	Manton et Sledg
farinosa (Forsk.) Kaulf.	30	—	dipl.	Manton 19
farinosa (Forsk.) Kaulf.	58	—	tetrapl.	Manton et Sledg
farinosa (Forsk.) Kaulf.	09	—	tetrapl.	Manton 19
farinosa (Forsk.) Kaulf.	c. 87	c. 87	tripl. apog.	Manton et Sledg Manton
mysurensis Wall.	30	—	dipl.	Manton et Sledg
sieberi Kunze	87	« 87 »	tripl. apog.	Brownlie
tenuifolia (Burm.) Sw.	56	—	c. tetrapl.	Manton et Sledg
thwaitesii Mett.	29-30	—	dipl.	Manton et Sledg
vellea F. v. M.	58	—	tetrapl.	Manton et Sledg

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
eris x = 30				
(Hook.) Alston *	30	—	dipl.	Manton et Sledge 1954; Manton 1959
ena x = 29				
ae (L.) R. Br. ex Desv.	29	—	dipl.	Fabbri 1957*a*
	29	—	dipl.	Manton 1953 e in Alston 1956
x = 29, 30?				
purea	± 40	—	—	Hayes 1924, in Tischler 1930
purea (L.) Link	87	87	tripl. apog.	Manton 1950
purea (L.) Link	87	« 87 »	tripl. apog.	Britton in Tryon 1957 e in Tryon et Britton 1958
Hook.	c. 90	c. 90	tripl. apog.	Manton et Sledge 1954
D. C. Eaton	29	—	dipl.	Britton in Tryon 1957 e in Tryon et Britton 1958
Mett.	116	—	apog.?	Britton 1953
Mett. ex Kuhn. *bella*	116	—	tetrapl. apog.	Britton in Tryon 1957 e in Tryon et Britton 1958
Mett. ex Kuhn. *identalis* (E. Nelson) Butters	29	—	dipl.	Britton in Tryon 1957 e in Tryon et Britton 1958
Mett. ex Kuhn. *plex*	116	—	tetrapl. apog.	Britton in Tryon 1957 e in Tryon et Britton 1958
Desv.) Weatherby	29	—	dipl.	Britton in Tryon 1957 e in Tryon et Britton 1958

ON et Sledge 1954 questa specie è considerata come *D. concolor* (Langsd. et Fisch.) Kuhn.

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferi biblio
ovata (Desv.) Weatherby	—	—	apog.	Britton 1957 e et Brit
rotundifolia (Forst. f.) Hook.	58	—	tetrapl.	Brownlih 1957
sagittata (Cav.) Link v. *cordata* (Cav.) A. F. Tryon	29	—	dipl.	Britton 1957 e et Brit
sagittata (Cav.) Link v. *sagittata*	87	« 87 »	tripl. apog.	Britton 1957 e et Brit
ternifolia (Cav.) Link v. *ternifolia*	29	—	dipl.	Britton 1957 e et Brit
ternifolia (Cav.) Link v. *ternifolia*	58	—	tetrapl.	Britton 1957 e et Brit
Pityrogramme x = 30				
triangularis (Klf.) Maxon	60	—	tetrapl.	Manton et Sleep Manton
Fam. CRYPTOGRAMMACEAE				
Cryptogramma x = 30				
crispa (L.) R. Br.	60	—	tetrapl.	Manton
Onychium x = 29				
auratum Kaulf. [= *O. siliculosum* (Desv.) C. Chr.]	29	—	dipl.	Mehra e 1957*b*
auratum Kaulf.	29	—	dipl.	Manton
contiguum (Wall.) Hope [= *O. lucidum* (Don) Spr.]	58	—	tetrapl.	Mehra e 1957*b*
japonicum (Thbg.) Kunze	29	—	dipl.	Mehra e 1957*b*;

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
GYMNOGRAMMACEAE				
mma x = 29				
ylla (Swartz) Link	29	—	dipl.	Brownlie 1958
ylla (L.) Link	c. 56	—	tetrapl.	Mehra et Verma 1960
hylla (Hk.) Diels	58	—	tetrapl.	Mehra et Verma 1960
ramme x = 30				
Hieron.	30	—	dipl.	Mehra et Verma 1960
a Hieron.	c. 60	—	tetrapl.	Manton 1959
a (Thunb.) Diels	60	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
'ée	—	c. 120	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
pteris x = 30				
L.) Bernh.	30	—	dipl.	Manton 1958
itis x = 30				
(Burm.) Moore	120	120	tetrapl. apog.	Manton et Sledge 1954
a L.	30	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
ia x = 29-30 monotipico)				
Maxon	29-30	—	dipl.	Manton 1958
mma x = 29				
(Hk.) Carr.	116	—	ottopl.	Manton 1954*b*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferi... biblio...
Fam. ADIANTACEAE				
Adiantum x = 29, 30				
aethiopicum	—	60	dipl.	Roy et Sin...
aethiopicum (L.)	60	—	tetrapl.	Brownlie...
capillus-veneris L.	—	c. 62	—	de Litard...
capillus-veneris L.	32	—	—	Reinhold...
capillus-veneris L.	24	—	—	Yuasa 19...
capillus-veneris L.	30	60	dipl.	Manton 1...
capillus-veneris L.	—	60	dipl.	Manton et Sled...
capillus-veneris L.	30	60	dipl.	Roy et ... 1956, 19...
capillus-veneris L.	60	—	tetrapl.	Manton 1...
capillus-veneris L.	30	—	dipl.	Mehra et... 1960
caudatum L.	60	—	tetrapl.	Manton Manton... et Sled...
caudatum L.	90	90	tripl. apog.	Walker ... et Sled...
caudatum L.	30	60	dipl.	Roy et S... 1956, 19...
confine Fée	60	—	tetrapl.	Manton 1...
cuneatum	60	—	tetrapl.	Calkins ...
cuneatum	—	c. 114	tetrapl.	de Litard...
cuneatum Langsd. et Fisch.	116	—	ottopl.	Fabbri 19...
cuneatum	—	120	tetrapl.	Baxi et Sinh...

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ıum Bl.	58	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
lum Sw.	c. 180	c. 180	esapl. apog.	Walker in Manton et Sledge 1954
lum Sw.	170-180	170-180	esapl. apog.	Manton et Sledge 1954
lum Sw.	c. 174	—	apog.?	Brownlie 1957
Forsk.	60	—	tetrapl.	Manton 1959
ım	—	88	tripl.	Mehra 1944
ım	—	90	tripl.	Roy et Sinha 1958*a*
ım Burm.	90	« 90 »	tripl. apog.	Mehra et Verma 1960
Forsk.	30	—	dipl.	Mehra et Verma 1960
Bak.	—	c. 120	tetrapl.	Manton 1959
L.	29	—	dipl.	Britton 1953
L.	29	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
ıum Klotz.	meiosi irr.	60	ibrido dipl.	Roy et Sinha 1956, 1958*a*, 1958*b*
ınse L.	90	90	tripl. apog.	Manton et Sledge 1954
ınse	« 90 »	90	tripl. apog.	Manton 1959
Wikstr.	—	114	—	Manton 1959
ıe L.	150	—	decapl.	Manton 1950
rum Wall. ex Hook.	60	—	tetrapl.	Manton 1959
Sw.	30	—	dipl.	Mehra et Verma 1960
orme	—	60	dipl.	Roy et Sinha 1958*a*
m Don	60	—	tetrapl.	Mehra et Verma 1960
Mett. ex Keys.	60	—	tetrapl.	Manton 1959

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferi bibliog
Fam. VITTARIACEAE				
Antrophyum x = 30				
plantagineum (Cav.) Kaulf.	c. 60	—	tetrapl.	Manton et Sledg
semicostatum Bl.	60	—	tetrapl.	Manton et Sledg
sp.	—	c. 180	esapl.	Manton et Sledg
Monogramma x = 30?				
trichoidea J. Sm.	c. 30	—	dipl.	Manton 1
Vittaria x = 30				
elongata Sw.	120	—	ottopl.	Manton et Sledg
guineensis Desv.	c. 120	—	ottopl.	Manton 1
scolopendrina (Bory) Thwaites	60	—	tetrapl.	Manton et Sledg
Ordo PARKERIALES				
Fam. PARKERIACEAE				
Ceratopteris $x_2 = 77$ (x = 11)				
cornuta	40	—	—	Friebel 1
thalictroides (L.) Brongn.	120-130?	—	—	Yabe et Yasu
thalictroides	—	c. 140	—	de Litardo
thalictroides	76	—	dipl.	Friebel 1
thalictroides (L.) Brongn.	76-78	—	dipl.	Manton 1
thalictroides (L.) Brongn.	77	154	dipl.	Ninan 19

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
DICKSONIALES				
DICKSONIACEAE				
ia $x_2 = 65$ (x = 13)				
scens L'Herit.	65	—	dipl. (5-pl.)	MANTON 1958
Col.	65	—	dipl. (5-pl.)	BROWNLIE 1954, 1957
osa (Forst.) Swartz	65	—	dipl. (5-pl.)	BROWNLIE 1954, 1957
m $x_2 = 68$ (x = 17)				
m (Sm.) Hk. et Arn.	68	—	dipl. (8-pl.)	MANTON 1958
ens (Gaud.) Krajnia kottsb.	68	—	dipl. (8-pl.)	MANTON 1958
$x_2 = 68$ (x = 17)				
arpa Presl	66-68	—	dipl. (8-pl.)	MANTON 1958
DENNSTAEDTIACEAE				
rus x = ?				
talis (Bak.) C. Chr.	49-50	—	—	MANTON 1958, 1959
iedtia x = (17) 34, 47, 65				
ia (Sw.) Moore (x = 47)	94	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954
	—	c. 92	—	DE LITARDIÈRE 1920
bula (Michx.) Moore 34)	34	—	dipl.	BRITTON 1953

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferiri bibliog
scabra (Wall.) Moore (x = 65)	64-65	—	dipl.	Manton et Sledg
Histiopteris $x_2 = 52$ (x = 13)				
incisa (Thunb.) J. Sm.	95-96	—	—	Manton et Sledg
incisa (Thunb.) J. Sm.	104	—	tetrapl. (16-pl.)	Brownlie
Hypolepis $x_2 = 52$ (x = 13)				
millefolium Hook.	52	—	(dipl. (8-pl.)	Brownlie
punctata (Thunb.) Mett.	51-53	—	(dipl. (8-pl.)	Manton Manton et Sledg
punctata (Thunb.) Mett.	c. 100	—	tetrapl. (16-pl.)	Manton Manton et Sledg
punctata (Thunb.) Mett.	—	c. 150	tripl. ster.	Manton et Sledge
punctata (Thunb.) Mett.	104	—	tetrapl. (16-pl.)	Mehra et 1960
rugulosa (Labill.) J. Smith	52	—	dipl. (8-pl.)	Brownlie 1957
tenuifolia (Forst. f.) Bernh.	104	—	tetrapl. (16-pl.)	Brownlie 1957
Lonchitis x = 38				
currori (Hk.) Mett. ex Kuhn	76	—	tetrapl.	Manton
mannii (Bak.) Alston	38	—	dipl.	Manton
sp.	38	—	dipl.	Manton
Microlepia x = 43				
platyphylla (Don.) J. Sm.	43	—	dipl.	Manton et Sledg

Taxa	n	2n	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ula v. A. v. R.	86	—	tetrapl.	Manton 1953, 1958
cae (L.) Moore	86	—	tetrapl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
cae (L.) Moore	129	—	esapl.	Manton 1958, 1959
$x_2 = 26$ (x = 13)				
ula (A. Rich.) Kuhn	26	—	dipl. (4-pl.)	Brownlie 1954, 1957
ium $x_2 = 52$ (x = 13)				
ium (L.) Kuhn	32	—	—	Stevens 1898
ium (L.) Kuhn	52	—	dipl. (8-pl.)	Manton 1950
ium (L.) Kuhn	52	—	dipl. (8-pl.)	Manton 1954*b*, et Sledge 1954
ium (L.) Kuhn	52	—	dipl. (8-pl.)	Manton 1959
ium tiusculum (Desv.) Underw.	52	—	dipl. (8-pl.)	Britton 1953
um eudocaudatum (Clute) Heller	52	—	dipl. (8-pl.)	Wagner 1955
um (L.) Kuhn ex Decken *ghtianum* (Ag.) Tryon	52	—	dipl. (8-pl.)	Mehra et Verma 1960
tum (Forst. f.) Diels	52	—	dipl. (8-pl.)	Brownlie 1954, 1957
oma x = ?				
ense	—	c. 90	—	de Litardière 1920

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
Sphenomeris x = ?				
chinensis Maxon	c. 100	—	tetrapl.?	Manton 19 1958; M Sledge 1
chinensis Maxon	145-147	—	esapl.?	Manton 19 1958; M Sledge 1
Fam. LINDSAEACEAE				
Lindsaya x = (17) 34, 41, 47				
caudata Hk. (x = 41)	82	—	tetrapl.	Manton et Sledg
concinna J. Sm. (x = 47)	47	—	dipl.	Manton 19
cultrata (Willd.) Sw. (x = 47?)	c. 150	—	esapl.	Manton et Sledg
cuneata (Forst.) C. Chr. (x = 41?)	42-43	—	dipl.	Brownlie
decomposita Willd. (x = 47?)	c. 50 (47?)	—	dipl.	Manton 19 1958; M Sledge 1
decomposita Willd. (x = 47?)	c. 100	—	tetrapl.	Manton 19 1958; M Sledge 1
linearis Swartz (x = 34)	34	—	dipl.	Brownlie
nitida Copel. (x = 47)	47	—	dipl.	Manton 19
parallelogramma v. A. v. R. (x = 47)	47	—	dipl.	Manton 19
pectinata Bl. (x = 47?)	c. 50 (47?)	—	dipl.	Manton 19
pectinata Bl. (x = 47?)	—	c. 100	dipl.	Manton et Sledg
scandens v. *terrestris* Holtt. (x = 47?)	c. 47	—	dipl.	Manton 19
Taenitis $x_2 = 44$ (x = 11)				
blechnoides (Willd.) Sw.	c. 44	—	dipl. (4-pl.)	Manton 19
blechnoides (Willd.) Sw.	—	c. 88	tetrapl. (8-pl.)	Manton 19

Taxa	*n*	*2n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
HYMENOPHYLLALES				
a. HYMENOPHYLLACEAE				
omanes $x_2 = 36$ (x = 9)				
rme (Forst. f.) Presl	36	—	dipl. (8-pl.)	Brownlie 1958
lomanes x = ?				
icum (Bl.) v. d. B. *Trichomanes javanicum* Bl.)	c. 32	—	—	Manton 1954*b*
lomanes x = 9				
um (v. d. B.) Copel. *Trichomanes plicatum* (v. d. .) Bedd.)	36	—	ottopl.	Mehra et Singh 1957
nophyllum x = 9, 11, 13				
um Desv.	11	—	dipl.	Brownlie 1958
itum Col.	22	—	tetrapl.	Mehra et Singh 1957
idgense	—	c. 48	—	de Litardière 1920
idgense (L.) Sm.	13	—	dipl.	Manton 1950
erale Bory *peltatum* Poir.)	18	—	tetrapl.	Manton 1950
lium x = 7, 9				
ale (Willd.) Copeland *Hymenophyllum javanicum* preng.)	—	72	ottopl.	Manton et Sledge 1954

Taxa	*n*	*2n*	Ploidia	Riferim bibliogr.
australe (Willd.) Copeland (= *Hymenophyllum javanicum* Spreng.)	meiosi irr.	108	12-pl.	Mehra et Singh
demissum (Forst.) Copeland	36	—	ottopl.	Brownlie 1958
dilatatum (Forst.) Copeland	36	—	ottopl.	Brownlie
exsertum (Wall.) Copeland	21	—	esapl.	Manton et Sledge
exsertum (Wall.) Copeland	21	—	esapl.	Mehra et Singh
flabellatum Lab.	36	—	ottopl.	Brownlie 1
flabellatum Lab.	36	—	ottopl.	Manton et Sledge
polyanthos (Swartz) Copeland	27	—	esapl.	Mehra et Singh
rarum	36	—	ottopl.	Brownlie 1
sanguinolentum	72	—	16-pl.	Brownlie 1
Meringium x = 7, 11, 13				
bivalve (Forst.) Copeland	22	—	tetrapl.	Brownlie 1
multifidum	26	—	tetrapl.	Brownlie 1
serrulatum (= *Hymenophyllum serrulatum* (Pr.) C. Chr.)	21	—	esapl.	Manton 195 Manton et Sledge
Microgonium $x_2 = 34$ (x = 17)				
motleyi v. d. Bosch (= *Trichomanes motleyi* v. d. Bosch)	34	—	dipl. (4-pl.)	Manton 195 Manton et Sledge
Polyphlebium $x_2 = 36$ (x = 9)				
venosum (R. Br.) Copeland (= *Trichomanes venosum* R. Br.)	36	—	dipl. (8-pl.)	Brownlie 1

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
odesmium $x_2 = 33$ (x = 11)				
rum (Bl.) Copeland (*Trichomanes obscurum* Bl.)	33	—	dipl. (6-pl.)	Manton 1954*b*
rum (Bl.) Copeland (*Trichomanes obscurum* Bl.)	c. 33	—	dipl. (6-pl.)	Manton et Sledge 1954
ssoides (Desv.) (*Trichomanes cupressoides* v.)	33	—	dipl. (6-pl.)	Walker in Manton 1959
rocionium $x_2 = 36$ (x = 9)				
ineum (Colla) Copeland	36	—	dipl. (8-pl.)	Brownlie 1958
manes x = 9				
atum Nees et Bl.	36	—	ottopl.	Manton et Sledge 1954
e (v. d. B.) Bed. α	36	—	ottopl.	Mehra et Singh 1957
e (v. d. B.) Bed. β	meiosi irr.	108	12-pl.	Mehra et Singh 1957
e (v. d. B.) Bed. γ	meiosi irr.	72	ottopl.	Mehra et Singh 1957
nboschia x = 9				
oi (Hook. f.) Copeland	36	—	ottopl.	Brownlie 1954
fera (L.) Copeland (*Trichomanes pyxidiferum* L.)	36	—	ottopl.	Mehra et Singh 1957
ns (Sw.) Copeland (*Trichomanes radicans* Sw.)	72	—	16-pl.	Manton 1950; Mehra et Singh 1957

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
Ordo SALVINIALES				
Fam. SALVINIACEAE				
Salvinia x = 9				
auriculata	—	64	—	DE LITARDI
auriculata	—	30	—	HEITZ 192
natans	4	—	—	ARNOLDI 19
natans	16	—	—	DE LITARDI
natans	c. 12	—	—	GÖBEL 193
natans All.	—	18	dipl.	D'AMATO-A 1957
natans All.	—	18	dipl.	LOYAL 195
natans var.	8	—	—	KUNDT 191
natans var.	8	—	—	YASUI 191
natans var.	—	48	—	DE LITARDI
natans var.	—	c. 30	—	HEITZ 192
Fam. AZOLLACEAE				
Azolla x = 11				
caroliniana	—	48	—	DE LITARDI
pinnata R. Brown	—	44	—	LOYAL 195

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
GLEICHENIALES				
. GLEICHENIACEAE				
opteris x = 39 (x = 13), 43				
is (Burm.) Underwood *Gleichenia linearis* (Burm.) larke]	78	—	—	Manton et Sledge 1954
is (Burm.) Underwood	78	—	—	Ninan 1956*c*
is (Burm.) Underwood	39	—	—	Mehra et Singh, G. 1956
is (Burm.) Underwood *nalayana* Christ.	39	—	—	Manton et Sledge 1954
	43	—	—	Walker, T. in Manton 1958
enia x = 20				
ata (Sw.) C. Chr.	20	—	—	Brownlie 1958
pteris x = 56				
a (Thunb.) Ching *Gleichenia glauca* Hook.)	56	—	—	Mehra et Singh, G. 1956
rus x = 34 (x = 17)				
nghamii (Hew ex Hook.) Ching	34	—	—	Brownlie 1958
	34	—	—	Walker in Manton 1958

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
Ordo CYATHEALES				
Fam. CYATHEACEAE				
Alsophila x = 69				
excelsa	c. 60	—	—	Gregory 1 1904*b*
excelsa	—	c. 128	—	de Litardiè
glauca J. Sm.	69	—	—	Mehra et H. P. 1
cf. *Khasyana* Moore	69	—	—	Mehra et H. P. 1
oldhami Bed.	69	—	—	Mehra et H. P. 1
Cyathea x = 69				
camerooniana Hook.	c. 70	—	—	Manton 19
colensoi (Hook. f.) Domin.	69	—	—	Brownlie
crinita (Hook.) Copel.	69	—	—	Manton et Sledg
dealbata	72	—	—	Brownlie
dealbata Swartz	69	—	—	Brownlie
gigantea (Wall.) Holttum	69	—	—	Manton et Sledg
latebrosa (Wall.) Copel.	69	—	—	Manton 19
smithii (Hook.) Domin.	69	—	—	Brownlie
spinulosa Wall.	69	—	—	Mehra et H. P. 1
Hemitelia x = 69, 70				
brunoniana Cl.	69	—	—	Mehra et H. P. 19

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
is (L. fil.) Klf.	70	—	—	Manton et Sledge 1954
ae (Hook.) Pr.	68-70	—	—	Manton et Sledge 1954
aena x = 69, 70				
i (Thwaites) Copel.	69-70	—	—	Manton et Sledge 1954
a (Hook. et Grev.) J. Sm.	—	130-140	—	Manton et Sledge 1954
ONOCLEALES				
ONOCLEACEAE				
ccia x = 40				
lis (Hk.) Trev.	40	—	dipl.	Friebel 1933
lis (Hk.) Trev.	40	—	dipl.	Okuno 1936
opteris (L.) Todaro	40	—	dipl.	Friebel 1933
opteris (L.) Todaro	40	—	dipl.	Okuno 1936
iopteris (L.) Todaro (*Struthiopteris filicastrum* All.)	c. 40	—	dipl.	Sorsa 1958
a x = 37				
lis L.	32	—	—	Gregory 1904*a*, 1904*b*
lis L.	40	—	—	Friebel 1933
lis L.	37	—	dipl.	Britton 1953
lis L.	37	—	dipl.	Wagner 1955
x = 40				
vanica (Willd.) Fern.	40±1	—	dipl.	Britton 1953

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliogr
Ordo ASPIDIALES				
Fam. THELYPTERIDACEAE				
Abacopteris x = 36				
lineata (Bl.) Ching	c. 72	—	tetrapl.	Manton 1 Manton et Sledg
multilineata (Wall.) Ching	36	—	dipl.	Manton 1 Manton et Sledg
rubicunda (v. A. v. R.) Holttum	c. 36	—	dipl.	Manton 1 Manton et Sledg
salicifolia (Wall.) Holttum	36	—	dipl.	Manton 1 Manton et Sledg
triphylla (Sw.) Ching	72	—	tetrapl.	Manton 1 Manton et Sledg
urophylla (Wall.) Ching	36	—	dipl.	Manton 1 Manton et Sledg
Ampelopteris x = 36				
prolifera (Retz.) Copel. (*Goniopteris prolifera* Bedd.)	—	72	dipl.	Manton et Sledg
Ciclosorus x =36				
afer (Christ) Ching [*C. dewevrei* (Christ ex Bonap.) Adams et Alston]	72	—	tetrapl.	Manton 1
arbusculus (Willd.) Ching	36	—	dipl.	Manton et Sledg
dentatus	36	—	dipl.	Manton 1
dentatus (Forsk.) Ching	72	—	tetrapl.	Manton et Sledg
dentatus (Forsk.) Ching	—	—	tetrapl.	Panigrahi et Mann

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
(Forsk.) Ching	72	—	tetrapl.	MANTON 1959
(Bl.) Ching	70-72	—	tetrapl.	MANTON 1954*b*
des (Schkuhr) Link	36	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
ies (Schkuhr) Link	—	c. 72	dipl.	MANTON 1959
rpus (Bl.) Ching	36	—	dipl.	MANTON 1954*b*; MANTON et SLEDGE 1954
tus	72	—	tetrapl.	MANTON 1953
s (Christ.) H. Ito	—	—	tetrapl.	PANIGRAHI et MANTON 1958
yllus (Mett.) Ching	36	—	dipl.	MANTON 1954*b*
	—	—	dipl.	MANTON 1953
	—	—	tetrapl.	MANTON 1953
(Hope) Ching	72	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954
cus (L.) Farwell	72	—	tetrapl.	MANTON 1954*b*; MANTON et SLEDGE 1954
cus (L.) Farwell	—	—	tetrapl.	PANIGRAHI et MANTON 1958
cus glandular	—	—	tetrapl.	PANIGRAHI et MANTON 1958
(Fée) Copel.	c. 36	—	dipl.	MANTON 1959
rus	72	—	tetrapl.	BROWNLIE 1954
gularis (Fée) Tard.	36	—	dipl.	MANTON 1959
lus (v. A. v. R.) Ching	36	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
lus (v. A. v. R.) Ching ab. = *contiguus* (Rosenst.)]	—	72	dipl.	PANIGRAHI et MANTON 1958
(Schum.) Ching	36	—	dipl.	MANTON 1959

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferim bibliog
subpubescens (Bl.) Ching	72	—	tetrapl.	Manton 1 Manton et Sled
subpubescens sensu Holttum (1954)	—	—	tetrapl.	Panigrahi et Mant
sumatranus (v. A. v. R.) Ching	72	—	tetrapl.	Manton 1 Manton et Sled
sumatranus sensu Holttum (1954)	—	—	tetrapl.	Panigrahi et Mant
truncatus (Poir.) Farwell	c. 72	—	tetrapl.	Manton et Sled
unitus (L.) Ching	36	—	dipl.	Manton et Sled
ibridi vari	meiosi irr.	108	ibr. tripl.	Panigrahi et Man
ibridi vari	meiosi irr.	144	ibr. tetrapl.	Panigrah et Man
Goniopteris x = 36				
multilineata (Wall.) Bedd.	36	—	dipl.	Mehra et Loya
prolifera Roxb.	36	—	dipl.	Mehra et Loya
Gymnocarpium x = 40				
Dryopteris (L.) Newm.	80	—	tetrapl.	Manton
Dryopteris (L.) Newm. (*Dryopteris linnaeana* C. Chr.)	80	—	tetrapl.	Sorsa 195
Robertianum (Hoffm.) Newm.	c. 80	—	tetrapl.	Manton
Leptogramma x = 36				
mollissima (Desv.) Ching	36	—	dipl.	Manton et Slee
pilosiuscula (Wikstr.) Alston [*L. africana* (Desv.) Ching]	72	—	tetrapl.	Manton et Slee Manton

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
teris x = 30				
dioides Fée *Dryopteris phegopteris* (L.) stens.]	90	90	tripl. apog.	MANTON 1950
dioides Fée	90	90	tripl. apog.	BRITTON 1953
dioides Fée	90	—	tripl. (apog.?)	SORSA 1958
teris x = 36, 35, 34, 31, 30, 27				
nei (Baker) Ching	31	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
a (Wall.) Ching	62	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954
a (Wall.) Ching	93	—	esapl.	MANTON et SLEDGE 1954
(Wall.) Ching	36	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
(Wall.) Ching	72	—	tetrapl.	MANTON 1954*b*
olia (Bl.) Ching	72	—	tetrapl.	MANTON 1954*b*
a (Willd.) Tard.	62	—	tetrapl.	MANTON 1959
a (Bl.) Ching	35	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
a (Bl.) Ching	70	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954
noptera (Michx.) Weatherby *gopteris hexagonoptera*)	30	—	—	WAGNER 1955
asis (Bak.) Tard.	72	—	tetrapl.	MANTON 1959
racensis (L.) Niewl. *Dryopteris noveboracensis* (L.)]	29±2	—	—	BRITTON 1953
racensis (L.) Niewl.	27	—	—	WAGNER 1955

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
Oreopteris (Ehrh.) C. Chr.	34	68	dipl.	Manton 1950
paleata (Copel.) Holtt.	72	—	tetrapl.	Manton 1954*b*
palustris Schott.	35	70	dipl.	Manton 1950
palustris Schott. [=*Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray]	35	—	dipl.	Sorsa 1958
palustris Schott. v. *pubescens* (Lawson) Fern. [=*Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray v. *pubescens* (Lawson) Nakai]	35	—	dipl.	Britton 1953
palustris Schott. v. *pubescens* (Lawson) Fern.	35	—	dipl.	Wagner 1955
pectiniformis (C. Chr.) Ching	32	—	dipl.	Manton 1954*b*
pyrrorachis	62	—	tetrapl.	Manton 1953
pyrrorachis	93	—	esapl.	Manton 1953
singalanensis (Bak.) Ching	70	—	tetrapl.	Manton 1954*b*
uliginosa (Kze.) Ching	62	—	tetrapl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1
uliginosa (Kze.) Ching	93	—	esapl.	Manton 1954*b*
viscosa (J. Sm.) Ching	c. 70		tetrapl.	Manton 1954*b*
xylodes (Kze.) Ching	36	—	dipl.	Manton et Sledge 1
n. sp.	36	—	dipl.	Manton et Sledge 1
n. sp.	62	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
Fam. *ASPLENIACEAE*				
plenium x = 36				
liantoides (L.) C. Chr.	72	—	tetrapl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
liantoides (L.) C. Chr.	—	144	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
liantum - nigrum L.	72	—	tetrapl.	Manton 1950
liantum - nigrum L.	—	72	dipl.	Meyer D. E. 1952, 1957, 1958*a*
liantum - nigrum L.	—	144	tetrapl.	Meyer D. E. 1958*b*
liantum - nigrum L.	72	—	tetrapl.	Walker T. in Manton 1959
liantum - nigrum L. f. *acutum* (Bory) Pollini	—	72	dipl.	Manton 1950
liantum - nigrum L. sp. *nigra* f. *arguta*	—	124	—	de Litardière 1920
liantum - nigrum L. sp. *nigrum* Heufl. f. *argutum* (Kaulf.) Heufl.	—	—	tetrapl.	Manton 1955
liantum - nigrum L. sp. *nigrum* Heufl. f. *argutum* (Kaulf.) Heufl.	—	—	tetrapl.	Shivas 1955
iantum - nigrum L. sp. *onopteris* (L.) Heufler	—	—	dipl.	Shivas 1955
iantum - nigrum L. sp. *onopteris* (L.) Heufler	—	72	dipl.	Meyer D. E. 1957, 1958*a*
ilterinum Milde	—	144	tetrapl.	Meyer D. E. 1952, 1957, 1958*a*, 1958*b*
ilterinum	—	—	tetrapl.	Manton 1953
hiopicum (Burm.) Bech.	144	—	ottopl.	Manton 1950

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimento bibliografico
aethiopicum (Burm.) Bech. sensu lato	144	—	ottopl.	Manton et Sledge 1
aethiopicum (Burm.) Bech.	72	—	tetrapl.	Manton 1959
aethiopicum (Burm.) Bech.	144	—	ottopl.	Manton 1959
aethiopicum (Burm.) Bech.	c. 216	—	dodecapl.	Manton 1959
affine Sw.	144	—	ottopl.	Manton et Sledge 1
affine Sw.	216	—	dodecapl.	Manton et Sledge 1
africanum Desv.	72	—	tetrapl.	Manton 1959
akimense Adams	—	144	ibr. tetrapl. ster.	Manton 1959
anomodum Col.	144	—	ottopl.	Brownlie 195
barteri Hook.	c. 72	—	tetrapl.	Manton 1959
batuense v. A. v. R.	70-72	—	tetrapl.	Manton 1954b
belangeri (Bory) Kze.	c. 72	—	tetrapl.	Manton 1954b
buettneri Hieron ex Brause	c. 144	—	ottopl.	Manton 1959
bulbiferum	72	—	tetrapl.	Brownlie 1954
caudatum Forst.	72		tetrapl.	Manton 1954b
caudatum Forst.	72	144	tetrapl.	Manton et Sledge 1
caudatum Forst. hybrid	—	144	tetrapl. ibr.	Manton et Sledge 1
cheilosorum Kze.	c. 108	« 108 »	tripl. apog.	Manton et Sledge 1
colensoi Col.	72	—	tetrapl.	Brownlie 1958
cornutum Alston (*Loxoscaphe theciferum* Moore)	c. 70	—	c. tetrapl.	Manton et Sl 1954; Manto 1959
cuneatum Lam.	c. 72	—	tetrapl.	Manton 1959

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
atum Lam.	c. 216	—	dodecapl.	Manton 1959
ifolium Viviani (= *A. serpentini* Tausch)	—	72	dipl.	Meyer D. E. 1952, 1957, 1958*a*
ifolium	—	—	dipl.	Manton 1953
ori Hook.	c. 72	—	tetrapl.	Manton 1959
ousie Hook.	36	—	dipl.	Mehra et Bir 1957
ssatum	30-40	—	dipl.	Nemec 1905
zisorum Hieron.	70	—	tetrapl.	Manton 1959
canum Kunze	72	—	tetrapl.	Manton 1959
ginatum P. Beauv.	c. 72	—	tetrapl.	Manton 1959
orme Wall.	72	—	tetrapl.	Mehra et Bir 1957
um Bedd.	72	—	tetrapl.	Mehra et Bir 1957
ium	—	—	tetrapl.	Manton 1953
n Kitaib.	—	72	dipl.	Meyer D. E. 1958*b*
llifolium Cav.	c. 270	—	—	Brownlie 1958
idum	72	—	tetrapl.	Brownlie 1954
num (L.) Bernh.	36	72	dipl.	Manton 1950
num (L.) Bernh.	—	72	dipl.	Meyer D. A. 1957, 1958*a*
osum Willd.	c. 36	—	dipl.	Manton 1959
orum C. Chr.	c. 70	—	tetrapl.	Manton 1959
tomum Hieron.	144	—	ottopl.	Manton 1959
erianum	72	—	tetrapl.	Brownlie 1954
olatum Huds.	72	—	tetrapl.	Manton 1950
ssimum Bl.	72	—	tetrapl.	Manton 1954*b*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimen bibliograf
lucidum Forst. f	72	—	tetrapl.	Brownlie 19
lucidum v. *lyallii* Hook. f.	144	—	ottopl.	Brownlie 19
lunulatum	—	—	tetrapl.	Manton 1953
lunulatum Sw. sensu lato	36	—	dipl.	Manton et Sledge
marinum	c. 32	—	—	Gregory 1904 1904*b*
marinum L.	36	72	dipl.	Manton 1950
monanthes L.	108	108	tripl. apog.	Manton 1950
monanthes L.	108	« 108 »	tripl. upog.	Manton 1959
montanum	36	72	dipl.	Wagner 1953
nidus L.	144	—	ottopl.	Vazart 1956
normale Don	c. 36	—	dipl.	Manton 1954
normale Don	c. 72	—	tetrapl.	Manton et Sledge
obtusatum Forst. f.	72	—	tetrapl.	Brownlie 19
Petrarchae DC.	72	—	tetrapl.	Manton 1950
planicaule Wall.	72	—	tetrapl.	Mehra et Bir
platyneuron	36	72	dipl.	Wagner 1953
platyneuron	36	—	dipl.	Wagner 1953
platyneuron	—	72	dipl.	Wagner 1953
protensum Schrad.	c. 144	—	ottopl.	Manton 1959
richardi	144	—	ottopl.	Brownlie 19
rhizophyllum (= *Camptosorus rhizophyllus*)	36	72	dipl.	Wagner 1953
rhizophyllum	36	—	dipl.	Wagner 1953

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
cophyllum	—	72	dipl.	WAGNER 1953, 1954
a - muraria L.	72	—	tetrapl.	MANTON 1950
a - muraria L.	—	144	tetrapl.	MEYER D. E. 1952, 1957, 1958*a*, 1958*b*
a - muraria L.	72	—	tetrapl.	WAGNER 1955
lare Rosenst.	c. 72	—	tetrapl.	MANTON 1954*b*
rtechinii Bedd.	c. 72	—	tetrapl.	MANTON 1954*b*
losii Leyb.	—	72	dipl.	MEYER D. E. 1957, 1958*a*
tentrionale (L.) Hoffm.	72	144	tetrapl.	MANTON 1950
tentrionale (L.) Hoffm.	—	144	tetrapl.	MEYER D. E. 1952, 1957, 1958*a*, 1958*b*
tentrionale (L.) Hoffm.	72	—	tetrapl.	SORSA 1958
hlmannii Hieron.	144	—	ottopl.	MANTON 1959
positum Hieron.	c. 72	—	tetrapl.	MANTON 1959
rum Forst.	—	144	tetrapl.	SHIVAS in MANTON et SLEDGE 1954
eziforme Roxb.	72	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954
homanes L.	36	—	dipl.	MANTON 1950
homanes L.	72	144	tetrapl.	MANTON 1950
homanes L.	—	72	dipl.	MEYER D. E. 1952, 1957, 1958*a*, 1958*b*
homanes L.	—	108	tripl.	MEYER D. E. 1952, 1957, 1958*a*
homanes L.	—	144	tetrapl.	MEYER D. E. 1952, 1957, 1958*a*
homanes L.	36	—	dipl.	BRITTON 1953
homanes L.	72	—	tetrapl.	BRITTON 1953
homanes L.	36	—	dipl.	VAZART 1956

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimento bibliografico
trichomanes L.	72	—	tetrapl.	Mehra et Bir
trichomanes L. (Firenze - Italia)	72	—	tetrapl.	Fabbri 1957. pubbl.
unilaterale Lam.	80	—	tetrapl.?	Manton et Sledge
unilaterale Lam.	36-40	—	dipl.?	Manton 1959
vagans Bak. (*A. sandergonii* Tard.)	72	—	tetrapl.	Manton 1959
variabile Hook. v. *variabile*	72	—	tetrapl.	Manton 1959
variabile v. *paucijugum* (Ballard) Alston	144	—	ottopl.	Manton 1959
varians Hook-Grev.	36	—	dipl.	Mehra et Bir
viride Huds.	36	72	dipl.	Manton 1950
viride Huds.	—	72	dipl.	Meyer D. E. 1957, 1958*a*,
viride Huds.	36	—	dipl.	Britton 1953
viviparum (L. F.) Presl	—	c. 72	dipl.	Tschermak-W et Dolezal Janisch 19
wightianum Wall.	—	144	tetrapl.	Shivas in M et Sledge
zenkerianum	—	—	ottopl.	Manton 1953
zenkerianum Kze.	—	> 340 prob. 216×2	dodecapl.?	Manton et Sledge
Adiantum - nigrum dipl. × *Adiantum - nigrum* tetrapl.	—	—	ibr. tripl.	Manton 1953
× *baumgartneri* Dörfler (*A. trichomanes* tetrapl. × *A. septentrionale*)	—	144	ibr. tetrapl.	Meyer D. E.
× *bavaricum* D. E. Meyer (*A. trichomanes* tetrapl. × *A. viride*)	—	108	ibr. tripl.	Meyer D. E.

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
bradleyi *A. montanum* × *A. platyneuron*)	72	144	ibr. tetrapl.	WAGNER 1953, 1954
bradleyi *A. montanum* × *A. platyneuron*)	—	144	ibr. tetrapl.	WAGNER 1953, 1954
ebenoides *A. platyneuron* × *A. rhizophyl-um*)	72 univ.	72	dipl. ster.	WAGNER 1953, 1954
ebenoides *A. platyneuron* × *A. rhizophyl-um*)	72	144	ibr. tetrapl.	WAGNER 1954; WAGNER et WHITMIRE 1957
noides × *platyneuron*	meiosi irr.	108	ibr. tripl.	WAGNER 1956*a*
tanum × *viride*	54	54	ibr. apog.	MEYER D. E. 1957, 1958*a*
germanicum auct. non Weiss	meiosi irr.	c. 100 (prob. 108)	ibr. tripl.	MANTON 1950
germanicum auct. *A. septentrionale* × *A. trichomanes* dipl.)	—	108	ibr. tripl.	MEYER D. E. 1952, 1957, 1958*a*, 1958*b*
germanicum auct. non Weiss	—	—	ibr. tripl.	MANTON 1953
gravesii Maxon *A. bradleyi* × *A. pinnatifidum*)	meiosi irr.	144	ibr. tetrapl.	WAGNER et DARLING 1957
heufleri Reich. *A. septentrionale* × *A. trichomanes* tetrapl.)	—	144	ibr. tetrapl.	MEYER D. E. 1957, 1958*a*, 1958*b*
lusaticum D. E. Meyer *A. trichomanes* tetrapl. × *A. trichomanes* dipl.)	—	108	ibr. tripl.	MEYER D. E. 1952, 1957, 1958*a*, 1958*b*
Murbeckii Dörfler *A. ruta-muraria* × *A. septentrionale*)	—	144	ibr. tetrapl.	MEYER D. E. 1952, 1957
pinnatifidum *A. montanum* × *A. rhizophyllum*)	72	144	ibr. tetrapl.	WAGNER 1953, 1954
pinnatifidum *A. montanum* × *A. rhizophyllum*)	72	—	ibr. tetrapl.	WAGNER 1953, 1954

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
× *poscharskyanum* Dörfl (*A. adulterinum* × *A. viride*)	—	—	ibr. tripl.	Manton 1953,
× *poscharskyanum* Dörfl (*A. adulterinum* × *A. viride*)	—	108	ibr. tripl.	Meyer D. E. 1958*a*, 1958*b*
ruta-muraria × *viride*	—	108	ibr. tripl.	Meyer D. E.
× *trichomanes* L. (*A. trichomanes* dipl. × *A. tricomanes* tetrapl.)	—	108	ibr. tripl.	Lovis 1955
× *trudelli* (*A. montanum* × *A. pinnatifidum*)	meiosi irr.	108	ibr. tripl.	Wagner 1953,
× ***Asplenoceterach*** D. E. Meyer x = 72				
badense nov. hybrid. D. E. Meyer (*Asplenium ruta-muraria* × *Ceterach officinarum*)	—	144	dipl.	Meyer D. E. 1958*a*
Camptosorus x = 36				
rhizophyllus (L.) Link	35	—	dipl. c.	Britton 1953
rhizophyllus (*Asplenium rhizophyllum*)	—	72	dipl.	Wagner 1953
rhizophyllus (*Asplenium rhizophyllum*)	36	—	dipl.	Wagner 1954
Ceterach x = 36				
aureum (Cav.) v. Buch	72	—	tetrapl.	Manton 1950
officinarum Lam. et DC.	72	—	tetrapl.	Manton 1950
officinarum Lam. et DC.	—	144	tetrapl.	Meyer D. E. 1958*a*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
scaphe x = 35-36				
iferum Moore (*splenium cornutum* Alston)	c. 70	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954; Manton 1959
litis x = 36				
ionitis (Lag.) O. Kuntze	36	72	dipl.	Manton et Sledge 1954
ida (Milde) C. Chr.	c. 72	c. 144	tetrapl.	Manton 1950
ida (Milde) C. Chr.	72	—	tetrapl.	Martinoli 1952
opendrium (L.) Newm. (= *Scolopendrium vulgare* Sm.)	—	64	—	Stevens 1898
opendrium (L.) Newm.	—	64	—	Gregory 1904*a*, 1904*b*
opendrium (L.) Newm.	—	64	—	Farmer et Digby 1907
opendrium (L.) Newm.	—	64	—	de Litardière 1920
opendrium (L.) Newm.	30	60	—	Andersson-Kottö 1931; Andersson-Kottö et Gairdner 1936, 1938
opendrium (L.) Newm.	36	72	dipl.	Manton 1950
opendrium (L.) Newm.	36	72	dipl.	Vazart 1956
opendrium (L.) Newm.	—	72	dipl.	Meyer D. E. 1958*b*
opendrium crispa Drummondae	—	70-100	—	Farmer et Digby 1907
opendrium (L.) Newm. *americana* Fern.	72	—	tetrapl.	Britton 1953
osorus x = 36				
olius (R. Br.) Fée	72	—	tetrapl.	Brownlie 1958

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimen bibliogra
Fam. ATHYRIACEAE				
Athyrium x = 40, 41.				
accedens (Bl.) Milde	—	82	dipl.	Manton 1954
acrostichoides (Sw.) Diels	40	—	dipl.	Mehra et Verma
acrostichoides (Sw.) Diels	80	—	tetrapl.	Mehra et Verma
alpestre (Hoppe) Rylands	—	80	dipl.	Manton 1950
ammifolium (Mett.) C. Chr.	c. 160	—	ottopl.	Manton 1959
angustipinna Holttum	82	—	tetrapl.	Manton 1954
anisopterum Christ	c. 80	—	tetrapl.	Manton et Sledge
anisopterum Christ	80	—	tetrapl.	Mehra et Verma
asperum (Bl.) Milde	41	—	dipl.	Manton 1954
Atkinsonii v. *Andersonii* Clarke	40	—	dipl.	Mehra et Verma
australe (R. Br.) Presl	123	—	esapl.	Brownlie 19
bantamense (Bl.) Milde	c. 82	—	tetrapl.	Manton 1954
boryanum (Willd.) Tagawa (bipinnato)	40	—	dipl.	Mehra et Verma
boryanum (Willd.) Tagawa (tripinnato)	40	—	dipl.	Mehra et Verma
cordifolium (Bl.) Copel.	meiosi irr.	> 200	pentapl.?	Manton 1954
erythrorachis Bedd.	c. 80	—	tetrapl.	Manton et Sledge
esculentum (Retz.) Copel.	41	—	dipl.	Manton 1954
filix-foemina (L.) Roth.	38-40	—	dipl.	Farmer et Digby 19

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
- *foemina* (L.) Roth.	40	—	dipl.	Manton 1950
- *foemina clarissima* Bolton	—	c. 84	—	Farmer et Digby 1907
- *foemina clarissima* Jones	—	c. 90	—	Farmer et Digby 1907
- *foemina* (L.) Roth. *michauxii* (Spreng.) Farw.	40	—	dipl.	Britton 1953
- *foemina* (L.) Roth. *michauxii* (Spreng.) Farw. *A. angustum* Small)	40	—	dipl.	Wagner 1955
iatum Bedd.	40	—	dipl.	Mehra et Verma 1957*c*
llulatum (Clarke) Tard.	40	—	dipl.	Mehra et Verma 1957*c*
e (Newm.) Syme	40	80	dipl.	Manton 1950
osum (Wall. ex Clarke) Bedd.	40	—	dipl.	Mehra et Verma 1957*c*
ogrammoides (Kl.) Bedd. ex c.	80	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
ogrammoides (Kl.) Bedd. ex c.	c. 120	—	esapl.	Manton et Sledge 1954
icum	—	—	esapl.	Manton 1953
icum (Thbg.) Copel.	82	—	tetrapl.	Manton 1954*b*
ocarpum	—	—	tetrapl.	Manton 1953
ocarpum (Bl.) Bedd.	c. 120	—	esapl.	Manton et Sledge 1954
mum	—	—	tripl. apog.	Manton 1953
anum (v. A. v. R.) Holtt.	c. 82	—	tetrapl.	Manton 1954*b*
oes	—	—	tetrapl.	Manton 1953
ayllum Hook.	40	—	dipl.	Mehra et Verma 1957*c*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
pinnatum	—	—	pentapl. apog.	Manton 1953
polypodioides	—	—	tetrapl.	Manton 1953
procumbens (Holtt.) Holtt.	123	« 123 »	tripl. apog.	Manton 1954
pycnocarpon (Spreng.) Tidestr.	40	—	dipl.	Wagner 1955
schimperi Moug.	40	—	dipl.	Mehra et Verma 1
schimperi Moug. ex Fée	40	—	dipl.	Manton 1959
setiferum C. Chr.	40	—	dipl.	Mehra et Verma 1
simplicivenium (Holtt.) Holtt.	123	—	tripl. apog.	Manton 1954
solenopteris	—	—	tetrapl.	Manton 1953
solenopteris	—	—	esapl.	Manton 1953
tenuifrons (Wall.) Bedd.	40	—	dipl.	Mehra et Verma
thelypteroides (Michx.) Desv.	40	—	dipl.	Wagner 1955
tomentosum (Bl.) Milde	82	—	tetrapl.	Manton 1954
xiphophyllum (Bak.) Copel.	c. 82	—	tetrapl.	Manton 1954
sp.	40	—	dipl.	Manton et Sledge
ibridi vari	meiosi irr.	—	tetrapl.	Manton et Sledge
Cystopteris x = 42				
alpina Desv.	126	—	esapl.	Manton 1950
Baenitzii Dörfl.	84	—	tetrapl.	Manton 1950
bulbifera (L.) Bernh.	42	—	dipl.	Britton 1953

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ifera (L.) Bernh.	42	—	dipl.	WAGNER 1955; WAGNER et HAGENAH 1956*a*
cieana Sim	84	—	tetrapl.	MANTON 1950
cieana Sim	84	—	tetrapl.	WAGNER 1955
ilis	32	—	—	STEVENS 1898
ilis (L.) Bernh.	prob. 32	—	—	LAWTON 1936
ilis (L.) Bernh.	54-57	—	—	LAWTON 1936
ilis (L.) Bernh.	84	—	tetrapl.	MANTON 1950
ilis (L.) Bernh.	126	—	esapl.	MANTON 1950
ilis (L.) Bernh.	84	—	tetrapl.	BRITTON 1953
ilis (L.) Bernh.	84	—	tetrapl.	WAGNER 1955
ilis mackayii Lawson	84	—	tetrapl.	WAGNER et HAGENAH 1956*a*
ilis protrusa Weatherby	42	—	dipl.	WAGNER et HAGENAH 1956*a*
ilis simulans (Weatherby) McGregor	84	—	tetrapl.	WAGNER 1955
ilis tennesseensis (Shaver) McGregor	126	—	esapl.	WAGNER 1955; WAGNER et HAGENAH 1956*b*
ana (Lam.) Desv.	84	—	tetrapl.	MANTON 1950
a x = 36				
a Brack.	36	—	dipl.	WAGNER 1952
a Brack.	—	72	dipl.	WAGNER 1952

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografi
erecta Brack. f. *Alexandri* comb. nov.	36	—	dipl.	Wagner 1952
erecta Brack. f. *pumila* comb. nov.	36	—	dipl.	Wagner 1952
falcata Brack.	c. 36	—	dipl.	Wagner 1952
Diplazium x = 41				
asperum Bl.	41	—	dipl.	Manton et Sledge
asperum Bl.	c. 80	—	tetrapl.	Manton et Sledge
dilatatum Bl.	« 123 »	123	tripl. apog.	Manton et Sledge
esculentum (Retz.) Sw.	41	—	dipl.	Manton et Sledge
esculentum (Retz.) Sw.	—	c. 80	dipl.	Manton et Sledge
procumbens Holttum	—	123	tripl. apog.	Manton et Sledge
proliferum (Lam.) Kaulf.	c. 80 prob. 82	—	tetrapl.	Manton 1959
silvaticum (Bory) Sw.	« c. 200 »	c. 200 prob. 205	pentapl. apog.	Manton et Sledge
simplicivenium Holttum	« 123 »	123	tripl. apog.	Manton et Sledge
thwaitesii Kl.	c. 123	—	esapl.	Manton et Sledge
tomentosum Bl.	82	—	tetrapl.	Manton et Sledge
umbrosum v. *australe* sensu Bedd.	82	—	tetrapl.	Manton et Sledge
welwitschii (Hook.) Diels	123	—	esapl.	Manton 1959

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
n. WOODSIACEAE				
lsia x = 41				
a (Bolton) S. F. Gray	c. 82 (82-84)	—	tetrapl.	MANTON 1950
ata Hook.	41	—	dipl.	MEHRA et SINGH H. P. 1955
ata Hook.	82*	—	tetrapl.	MEHRA et SINGH H. P. 1955
lla R. Br.	39	78	—	MEYER D. E. 1959
sis (L.) R. Br.	c. 41 (41-42)	—	dipl.	MANTON 1950
sis (L.) R. Br.	41±1	—	dipl.	BRITTON 1953
n. ASPIDIACEAE				
phorus x = 41				
llatus (Wall.) Moore	41	—	dipl.	VERMA 1958*a*
pteris x = 41				
ularis (Pr.) Holtt.	41	—	dipl.	MANTON 1954*b*
tis x = 41				
osa (Schum.) Ching	c. 40	—	dipl.	MANTON 1959
nsis (Bak.) Tard.	41	—	dipl.	MANTON 1959
lla (A. Cunn.) Copeland	82	—	tetrapl.	BROWNLIE 1958
niae (C. Chr.) Tard.	82	—	tetrapl.	MANTON 1959
era (Kuhn) Tard.	c. 82	—	tetrapl.	MANTON 1959

mero osservato in tre cellule madri.

Taxa	n	2n	Ploidia	Riferimenti bibliografici
obtusiloba (Baker) Ching	41	—	dipl.	Manton et Sledge 1
pilosissima (J. Sm.) Alston (*Nephrodium variabile* Hook.)	82	—	tetrapl.	Manton 1959
protensa (Afzel. ex Sw.) Ching	82	—	tetrapl.	Manton 1959
recedens (J. Sm.) Copel.	41	—	dipl.	Manton et Sledge 1
securidiformis (Hook.) Copel.	—	123	tripl.	Walker T. i Manton 1959
velutina (A. Rich.) Copeland	41	—	dipl.	Brownlie 195
Cyrtomium x = 41				
caryotideum (Wall.) Presl	123	123	tripl. apog.	Manton 1950
falcatum (L. f.) Presl	123	123	tripl. apog.	Manton 1950
falcatum (L. f.) Presl	« 123 »	123	tripl. apog.	Tschermak-W et Dolezal- Janisch 195
falcatum (L. f.) Presl v. *acutidens* (Christ.) Nakai	123	c. 123	tripl. apog.	Fabbri 1956. pubbl.
Fortunei J. Sm.	123	123	tripl. apog.	Manton 1950
Diacalpe x = 41				
aspidioides Bl.	82	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1
aspidioides Blume	41	—	dipl.	Mehra et Sin P. 1955
Didymochlaena x = 41				
truncatula (Sw.) J. Sm.	41	—	dipl.	Manton 1954b
Dryopteris x = 41				
abbreviata (Lam. et D. C.) Newm.	41	82	dipl.	Manton 1950

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ula (Alt.) O. Kuntze	41	82	dipl.	Manton 1950
amantica (Kunze) O. Kuntze	41	—	dipl.	Manton 1959
ata (Wall.) Ching	123	123	tripl. apog.	Manton 1950
triaca (Jacq.) Woyn. = *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray)	41	—	dipl.	Sorsa 1958
ttii (Tuckerm.) Underw.	82	—	ibr. tetrapl.	Britton 1953
ttii (Tuckerm.) Underw.	—	—	ibr. tripl.	Manton et Walker S. 1953
rreri Newm.	82	82	dipl. apog.	Manton 1950
rreri Newm.	123	123	tripl. apog.	Manton 1950
tata (L.) A. Gray	82	164	tetrapl.	Manton 1950
tata (L.) A. Gray	82	—	tetrapl.	Manton et Walker S. 1953
tata (L.) A. Gray	82	c. 160	tetrapl.	Walker S. 1955
tata *clintoniana* (D. C. Far.) Underw.	123	« 123 »	tripl. apog.	Manton et Walker S. 1953
tata (Forsk.) C. Chr.	—	c. 80-85	dipl.	Tschermak-Woess et Dolezal-Janish 1959
arioides (Moore) O. Ktze.	41	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
tata (Hoffm.) A. Gray	82	164	tetrapl.	Manton 1950
tata (Hoffm.) A. Gray	82	c. 160	tetrapl.	Walker S. 1955
tata (Hoffm.) A. Gray (S. Rossore - Italia)	82	—	tetrapl.	Fabbri 1957. Non pubbl.
ilatata » (forma di)	41	—	dipl.	Manton 1950
ilatata » (forma di)	41	82	dipl.	Walker S. 1955
ilatata » (forma di)	38 biv. + 47 mon.	—	tripl.	Walker S. 1955

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
filix - mas	—	130	—	de Litardière
filix - mas	78-80	—	c. tetrapl.	Döpp 1932
filix - mas (L.) Schott.	c. 40	—	c. dipl.	Rosendahl 19
filix - mas (L.) Schott. s. str.	82	164	tetrapl.	Manton 1950
filix - mas (L.) Schott.	82	—	tetrapl.	Sorsa 1958
filix - mas ssp. *Eu - filix - mas* v. *Borreri*	c. 72	—	—	Farmer et Digby 19
filix - mas ssp. *Eu - filix - mas* v. *crenata*	—	c. 130	—	de Litardière
filix - mas ssp. *Eu - filix - mas* v. *cristata*	80-90	—	tetrapl.	Döpp 1933
filix - mas (L.) Schott. f. *valongensis*	c. 68, c. 132	—	—	Resende-Pinto Lemos-Pereir 1949
goldiana (Hook.) Gray	41	—	dipl.	Manton et Walker S.
gracillima Ching	41	—	dipl.	Manton et Sledge 19
hirtipes	60-65	—	—	Steil 1919
hirtipes (Bl.) O. Ktze.	41	—	dipl.	Manton et Sledge 19
marginalis	38 (— 39)	—	—	Lawton 1932
marginalis	±36; 65; 120-130	—	—	Lawton 1932
marginalis (L.) Gray	41	—	dipl.	Britton 1953
marginalis (L.) Gray	41	—	dipl.	Manton et Walker S.
marginalis v. *bivalens*	76	—	—	Lawton 1932

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
is *Nephrodium molle* Desv.)	64-66	—	—	Yamanouchi 1907, 1908*a*, 1908*b*, 1908*c*
sissima (Mett.) Christ.	41	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
ıcea (Sw.) C. Chr.	c. 130	c. 130	tripl. apog.	Döpp 1939, 1949
ıcea (Sw.) C. Chr.	c. 130	c. 130	tripl. apog.	Knaben 1948 e in Löve et Love 1948
ıcea (Sw.) Hand. Mazz.	123	123	tripl. apog.	Manton et Sledge 1954
heri (Krasser) C. Chr.	41	—	dipl.	Manton 1959
ta (A. Br.) Hayek	c. 130	c. 130	tripl. apog.	Döpp 1932, 1939, 1949
ta (A. Br.) Hayek	123	123	tripl. apog.	Manton 1950
ta Moore	meiosi irr.	c. 164	tetrapl. ster.	Manton 1950
ta *Boydii*	c. 123	c. 123	tripl. apog.	Manton 1950
ta *subalpina* Borbas	c. 123	c 123	tripl. apog.	Manton 1950
a (Don) O. Ktze.	41	—	dipl.	Manton 1954*b*
losa	82	—	tetrapl.	Döpp 1932
losa (Müll.) Watt	82	164	tetrapl.	Manton 1950
losa (Müll.) Watt	82	c. 160	tetrapl.	Walker S. 1955
losa (Müll.) Ktze. *D. spinulosa* (Müll.) Watt)	82	—	tetrapl.	Sorsa 1958
losa *. dilatata*	82	—	tetrapl.	Döpp 1932
losa *. dilatata* *. oblonga* Gesl	—	c. 130	tripl.?	de Litardière 1920
losa *. eu - spinulosa* Aschers.	—	c. 160	tetrapl.	Döpp 1939

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
spinulosa v. *fructuosa* (Gilbert) Trudell	—	—	tripl.	Manton et Walker S.
spinulosa v. *intermedia* Underw.	82	—	tetrapl.	Britton 1953
spinulosa v. *intermedia* (Muhl.) Underw.	41	—	dipl.	Manton et Walker S.
Villarsii Woinar (= *D. rigida* (Hoffm.) Underw.)	41	82	dipl.	Manton 1950
Villarsii Woinar	82	164	tetrapl.	Manton 1950
dilatata (apogamia indotta)	82	82	dipl. apog.	Walker S.
dilatata (4n) × *dilatata* (2n)	meiosi irr.	c. 120	ibr. tripl.	Walker S.
« *dilatata* » (2n) × *spinulosa*	meiosi irr.	c. 120	ibr. tripl.	Walker S.
dilatata × *spinulosa*	meiosi irr.	c. 160	ibr. tetrapl.	Walker S.
filix-mas × *abbreviata*	meiosi irr.	123	ibr. tripl. apog.	Manton 1950
filix-mas × *Borreri*	164	164	ibr. tetr. apog.	Manton 1950
filix-mas × *Borreri*	205	205	ibr. pent. apog.	Manton 1950
spinulosa × *dilatata*	meiosi irr.	164	ibr. tetrapl.	Manton 1950
× *uliginosa* (Newm.) Druce	meiosi irr.	164	ibr. tetrapl.	Manton 1950
× *uliginosa* (Newm.) Druce	meiosi irr.	c. 160	ibr. tetrapl.	Walker S.
Elaphoglossum x = 41				
hirtum (Sw.) C. Chr.	82	—	tetrapl.	Manton et Sledge
krajinae Biswas	41	—	dipl.	Manton et Sledge
spathulatum (Bory) Moore	—	c. 160	tetrapl.	Manton et Sledge

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
enia x = ?				
keri = *F. prolifera*)	32	—	?	Gregory 1904*a*, 1904*b*
rogonium x = 40				
atum (Copel.) Holtt.	80-82	—	tetrapl.	Manton 1954*b*
noides (Mett.) Holtt.	40	—	dipl.	Manton 1954*b*
odematium x = 41				
atum (Forsk.) Kuhn.	41	—	dipl.	Mehra et Loyal 1956*b*
nema x = 41				
heoides Don	41	—	dipl.	Mehra et Singh H. P. 1955
cnemia x = 41				
ugata (Bl.) Presl	41	—	dipl.	Manton 1954*b*
iteliiformis (Racib.) Holtt.	41	—	dipl.	Manton 1954*b*
stichopsis x = 41				
.	41	—	dipl.	Manton 1953
stichum x = 41				
stichoides (Michx.) Schott	41	—	dipl.	Britton 1953
eatum (L.) Roth	82	164	tetrapl.	Manton 1950
bile	—	—	tetrapl.	Manton 1953

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
aristatum	—	—	tetrapl.	Manton 1953
auriculatum (L.) Pr.	41	—	dipl.	Manton et Sledge 19
biaristatum (Bl.) Moore	82	—	tetrapl.	Manton et Sledge 19
carvifolium	—	—	dipl.	Manton 1953
craspedosorum Diels	40	—	—	Yamasaki 195
cystostegia (Hook.) J. B. Armst.	82	—	tetrapl.	Brownlie 1958
eximium (Mett.) C. Chr.	c. 126	—	esapl. +	Manton et Sledge 19
falcinellum (Sw.) Pr.	164	—	ottopl.	Manton 1950
fuscopaleaceum Alston	82	—	tetrapl.	Manton 1959
Lonchitis (L.) Roth	41	82	dipl.	Manton 1950
richardi (Hook.) J. Smith	82	—	tetrapl.	Brownlie 1958
setiferum (Forsk.) Woynar (= *angulare* (Kitaib.) Presl)	41	82	dipl.	Manton 1950
tsussemense J. Smith	91	91	apog.	Patterson 194
vestitum	82	—	tetrapl.	Brownlie 195
craspedosorum Diels (× colchic.)	c. 80	—	tetrapl.	Yamasaki
× *illyricum* Kahne (= *P. Lonchitis* × *P. aculeatum*)	meiosi irr.	123	ibr. tripl.	Manton 1950
Quercifilix x = 40				
zeylanica (Houtt.) Copel.	80	—	tetrapl.	Manton et Sledge 19
Rumohra x = 41				
adiantiformis (Forst. f.) Ching	41	—	dipl.	Brownlie 1958

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
bilis (Bl.) Ching	82	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
tata (Forst.) Ching	c. 82	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
ifolia (Kze.) Ching	41	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
ida (Sw.) Copeland	41	—	dipl.	Brownlie 1958
kerae (Hk.) Ching	41	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
osemia x = 40				
ta (Sw.) Pr.	40	—	dipl.	Friebel 1933
aria x = 40				
lifolia (v. A. v. R.) C. Chr.	40	—	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
licifolia (Schum.) Copel.	c. 160	—	ottopl.	Manton 1959
eri (H. K.) Copel.	78-80	—	tetrapl.	Manton 1954*b*
eri (J. Sm.) C. Chr.	c. 80	—	tetrapl.	Manton 1959
ata Cav.	40	—	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
rrens (Presl) Copel.	80	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
xa (Kze.) Copel.	40	—	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
ndensis (Bak.) C. Chr.	c. 40	—	dipl.	Manton 1959
pes (Wall.) C. Chr.	40	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
odonta (Fée) C. Chr.	40	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
gayi (Bak.) C. Chr.	40-41	—	dipl.	Manton 1954*b*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimen bibliograf
*müller*i C. Chr.	40	—	dipl.	Manton et Sledge
polymorpha (Wall.) Copel.	80	—	tetrapl.	Manton 1954 Manton et Sledge
polymorpha (Wall.) Copel. v. *cuneifolia* R. Bonap.	40	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
singaporeana (Wall.) Ching	39	—	dipl.	Manton 1954
subtriphylla (Hook. et Arn.) Copel.	80	—	tetrapl.	Manton et Sledge
sp.	meiosi irr.	—	ibr. tetrapl.	Manton et Sledge
Fam. LOMARIOPSIDACEAE				
Bolbitis x = 41				
acrostichoides (Afzel. ex Sw.) Ching	41	—	dipl.	Walker T. i Manton 19
auriculata (Lam.) Alston	c. 82	—	tetrapl.	Manton 1959
diversifolia (Bl.) Schott	—	82	dipl.	Manton 1954
singaporensis Holttum	cromos. inapp.	82	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
suborenata (Hk. et Grev.) Ching	—	82	dipl.	Manton et Sledge
Egenolphia x = 41				
appendiculata (Willd.) J. Sm.	41	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
nodiflora Fée	41	—	dipl.	Manton et Sledge
Lomariopsis x = ?				
guinensis (Underw.) Alston	c. 39	—	dipl.	Manton 1959

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
DAVALLIALES				
m. DAVALLIACEAE				
ostegia x = 40				
enophylloides (Pol.) Copel.	40	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
ropteris x = 41				
ocarpa (Cordem.) C. Chr.	41	—	dipl.	Manton 1959
ntalis (Gmel.) Posth.	41	—	dipl.	Manton 1959
oti (Desv.) Alston	41	—	dipl.	Manton 1959
lla (Forst.) J. Sm.	41-42	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
lla (Forst. f.) J. Smith	c. 42	—	dipl.	Brownlie 1958
llia x = 40				
riensis (L.) Sm.	40	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
nsis (= *Adiantopsis capensis*)	32	—	—	Gregory 1904*a*, *b*
rophylloides (Poir.) Steud.	120	—	esapl.	Manton 1959
iculata Moore	c. 40	—	dipl.	Manton 1954*b*
iculata (Burm.) Mett.	40	—	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
ata x = 40				
rophylla (Sm.) Desv.	40	—	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
ula (Wall.) Mett.	—	c. 80	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimen bibliograf
repens (L. f.) Diels	« c. 120 »	c. 120	tripl. apog.	Manton et Sledge
Nephrolepis x = 41				
biserrata (Sw.) Schott	41	—	dipl.	Manton 1959
cordifolia (L.) Pr.	41	—	dipl.	Manton et Sledge
exaltata Schott.	38	c. 76	—	Conley 1945
exaltata Schott.	41-56	—	—	Mahabale et Gorji 19
exaltata Schott. v. *Anna Foster*	24-28	48-56	—	Conley 1945
v. *Barrowsi*	26-30	52-60	—	Conley 1945
v. *bostoniensis*	28-29	56-58	—	Conley 1945
v. *Childsii*	—	26-28	—	Conley 1945
v. *elegantissima compacta*	—	27-30	—	Conley 1945
v. *Elmsfordi*	—	26-28	—	Conley 1945
v. *Piersoni*	26-29	52-58	—	Conley 1945
v. *Roosevelti*	24-26	52-56	—	Conley 1945
v. *Scholzeli*	—	26-30	—	Conley 1945
v. *Victory*	27-30	54-60	—	Conley 1945
v. *Whitmani*	—	54	—	Conley 1945
hirsutula (Forst.) Pr.	41	—	dipl.	Manton et Sledge 1
pumicicola Ballard	41	—	dipl.	Manton 1959
undulata (Afzel. ex Sw.) J. Sm.	41	—	dipl.	Manton 1959

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
m. OLEANDRACEAE				
ndra x = 40				
ulata	—	c. 144	—	DE LITARDIÈRE 1920
nta Kunze	c. 80	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954
nta Kunze	41	—	dipl.	MANTON 1959
lfolia (Bl.) Pr.	c. 40	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
BLECHNALES				
m. BLECHNACEAE				
num x = 28, 32, 34				
nuatum (Sw.) Mett.	64	—	tetrapl.	MANTON 1959
llagineum Sw.	32	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
olor	28	—	dipl.	BROWNLIE 1954
m	28	—	dipl.	BROWNLIE 1954
latile	68	—	tetrapl.	BROWNLIE 1954
m Mett.	28	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
ntale L.	c. 33	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
ntale L.	34	—	dipl.	MEHRA et BIR 1958
a - marina	34	—	dipl.	BROWNLIE 1954
erum	28	—	dipl.	BROWNLIE 1954
erum Sw.	56	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
spicant (L.) With.	34	68	dipl.	Manton 1950
vulcanicum	34	—	dipl.	Brownlie 1958
Doodia x = 32?				
aspera R. Br	c. 32	—	dipl.	Manton et Sledge
caudata (Cav.) R. Br.	« c. 65 »	c. 65	dipl. apog.	Duncam 1941
caudata (Cav.) R. Br.	c. 65	c. 130	tetrapl.	Duncam 1941
caudata (Cav.) R. Br.	65-70	—	tetrapl.	Manton 1950
caudata (Cav.) R. Br.	64-65	—	tetrapl.	Manton et Sledge
dives Kze.	c. 64	—	tetrapl.	Manton et Sledge
caudata (Cav.) R. Br. (ottenuta speriment.)	meiosi irr.	c. 70	dipl. ster.	Manton 1950
caudata (Cav.) R. Br. (ottenuta speriment.)	—	> 200	eptapl.?	Manton 1950
Stenochlaena x = 73				
palustris (Burm.) Bedd.	(70-80) 74	—	—	Manton et Sledge
palustris (Burm.) Bedd.	—	c. 148	—	Manton et Sledge
palustris (Burm.) Bedd.	73	—	—	Mehra et Bir 1958
tenuifolia (Desv.) Moore	72-74	—	—	Manton et Sledge
Woodwardia x = 34, 35				
areolata (L.) Moore	35	—	dipl.	Wagner 1955
chamissoi Brack.	34	—	dipl.	Manton et Sledge

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ans	—	c. 64	—	DE LITARDIÈRE 1920
ans (L.) Sm.	34	—	dipl.	MANTON et SLEDGE 1954
ans (L.) Sm.	34	—	dipl.	MEHRA et BIR 1958
nica (L.) Sm.	±32	57-64	—	LAWTON 1932
nica (L.) Sm. (ottenuta sperint.)	57-64	123-130	—	LAWTON 1932
nica (L.) Sm.	36±1	—	dipl.	BRITTON 1953
nica (L.) Sm.	35	—	dipl.	WAGNER 1955
MATONIALES				
. MATONIACEAE				
ia $x_2 = 26$ (x = 13)				
nata R. Br.	26	—	dipl.?	MANTON 1954*a*, 1954*b*
POLYPODIALES				
. DIPTERIDACEAE				
is x = 33				
gata Reinw.	c. 33	—	dipl.	MANTON 1954*b*
. POLYPODIACEAE				
a x = 35				
nata (Fée) Copel. (= *Hymenolepis mucronata* Fée)	> 60	—	tetrapl.	MANTON et SLEDGE 1954
	35	—	dipl.	MANTON in ALSTON 1956

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
Campyloneurum x = 37				
angustifolium Fée	74	—	tetrapl.	Fabbri 1957*c*
Crypsinus x = 33, 36				
ebenipes (Hook.) Copel.	36	—	dipl.	Manton et Sledge
enervis (Cuv.) Copel.	33	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
hastatus (Thunb.) Copel.	36	—	dipl.	Manton et Sledge
taeniatus (Sw.) Copel.	—	72	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
wrayi (Baker) Copel.	32-33	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
Drynaria x = 37				
laurentii (Christ) Hieron.	37	—	dipl.	Manton 1959
quercifolia (L.) J. Sm.	37	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
rigidula (Sw.) Bedd.	37	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
sparsisora (Desv.) Moore	c. 37	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
Lepisorus x = 37, 36, 35				
longifolius (Bl.) Holtt.	—	72	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge
nudus (Hook.) Ching	35	—	dipl.	Manton et Sledge
sp.	74	—	tetrapl.	Manton et Sledge

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
ochilus x = 36				
allicus (Bedd.) C. Chr.	36	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
(*Gymnopteris variabilis lanceolata* sensu Bedd.)	36	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
	72	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
aciniata	36	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
gramme x = 36				
oluta (Don) Presl	72	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
ogramma x = 36-37				
riensis (Desv.) Alston (*A. lycopodioides* Tard.)	c. 37	—	dipl.	Manton 1959
osorium x = 37, 36				
rsifolium	37	—	dipl.	Brownlie 1954
nbranaceum (Don) Ching	c. 36	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
ifolium (Bl.) Ching	c. 36	—	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
ctatum (L.) Copel.	36	—	dipl.	Manton 1959
ulatum (Forst. f.) Copeland	37	—	dipl.	Brownlie 1958
awakense (Bak.) Holtt.	36	—	dipl.	Manton 1954*b*; Manton et Sledge 1954
inopteris x = 36				
iosa (Bl.) Presl	36	—	dipl.	Manton 1954*b*

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
Phymatodes x = 36				
nigrescens (Bl.) J. Sm.	36	—	dipl.	Manton et Sledge 1
scandens (Forst.) Presl	36	—	dipl.	Fabbri 1957c
scolopendria (Burm.) Copel.	36	—	dipl.	Manton et Sledge 1
scolopendria (Burm.) Ching	36	—	dipl.	Manton 1959
sinuosa (Wall.) J. Sm.	c. 36	—	dipl.	Manton 1954b
Platycerium x = 37				
alcicorne (Willem.) Desv.	37	—	dipl.	Manton et Sledge 1
angolense Welw. ex Hook.	37	—	dipl.	Manton 1959
Hillii Moore	37	—	dipl.	Fabbri 1957c
Pleopeltis x = 35, 36, 37 *				
lanceolata (L.) Kaulf.	c. 70	—	tetrapl.	Manton 1959
lineare	—	—	dipl.	Manton 1953
lineare	—	—	tetrapl.	Manton 1953
preussii (Hieron.) Tard.	35	—	dipl.	Manton 1959
Polypodium x = 37				
aureum	34-36	—	—	Farmer et Digby 19
aureum	34-36	—	—	de Litardière
aureum	16	—	—	Heilbronn 192

* Questi numeri base sono riportati in Alston 1956 (comunicazione della Manton).

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
um	76	—	—	Friebel 1933
um bivalens	c. 32	—	—	Heilbronn 1928
um tetravalens	60-70	—	—	Heilbronn 1932
rnicum	—	148	tetrapl.	Manton 1951
inum	38	—	—	Friebel 1933
rhiza	—	74	dipl.	Manton 1951
rium	—	74	dipl.	Manton 1951
cidum Klf.	—	74	dipl.	Manton 1951
cifolium Desv.	c. 37	—	dipl.	Manton 1954*b*
ideri	95-125	—	—	Farmer et Digby 1910
uleri »	—	74	dipl.	Manton 1951
uleri »	—	111	tripl.	Manton 1951
riculatum Bl.	c. 37	—	dipl.	Manton 1954*b*
cosum (Hook.) Wall.	c. 37	—	dipl.	Manton 1954*b*
ianum L.	37	—	dipl.	Manton 1947, 1950, 1951, 1957
ianum L.	74	—	tetrapl.	Britton 1953
ianum L.	74	—	tetrapl.	Manton 1957
ianum L.	—	—	ibr. tripl.	Manton 1957
re L.	37	—	dipl.	Manton 1947, 1950, 1951
re L.	74	—	tetrapl.	Manton 1947, 1950, 1951
re L.	111	—	esapl.	Manton 1947, 1950, 1951

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
vulgare L.	74	—	tetrapl.	Sorsa 1954
vulgare v. *elegantissimum*	c. 90	—	—	Farmer et Digby 1
vulgare L. v. *occidentale* Hook.	37	—	dipl.	Manton 1947, 1951
vulgare L. v. *semilacerum* Hort.	37	—	dipl.	Manton 1947
vulgare L. v. *serratum* (Willd.) Milde	37	74	dipl.	Manton 1947,
Pyrrosia x = 37				
acrostichoides (Forst.) Ching	108-111	—	esapl.	Manton et Sledge 1
stigmosa (Sw.) Ching	37	—	dipl.	Manton 1954
sp. (*Niphobolus gardneri* sensu Bedd.)	37	—	dipl.	Manton et Sledge 1
Fam. GRAMMITIDACEAE				
Anarthropteris x = 37				
dictyopteris (Mett.) Copeland	37	—	dipl.	Brownlie 195
Ctenopteris x = 37				
contigua (Forst.) Holtt. (*Prosaptia*)	72-74	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1
heterophylla (Labill.) Tindale	37	—	dipl.	Brownlie 195
moultoni (Copel.) Holtt.	37-38	—	dipl.	Manton et Sledge 1
subminuta (v. A. v. R.) Holtt.	37-38	—	dipl.	Manton 1954 Manton et Sledge 1

Taxa	*n*	2*n*	Ploidia	Riferimenti bibliografici
	37-38	—	dipl.	Manton et Sledge 1954
mitis x = 37				
dieri Willd.	37	—	dipl.	Brownlie 1958
a Armstr.	37	—	dipl.	Brownlie 1958
ptia x = 36-37				
gua (Forst.) Holttum (*enopteris*)	72-74	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954
pteris x = 37				
gera (Baker) Copel.	74	—	tetrapl.	Manton et Sledge 1954

BIBLIOGRAFIA

ABRAHAM A. and NINAN C. A., 1954. — *Chromosomes of Ophioglossum reticulatum L.* Curr. Sci., **23**: 213-214.

—, 1958. — *Cytology of Isoëtes.* Curr. Sci., **27**: 60-61.

ALAVA R. O. et alii, 1958. — *Index to plant chromosome numbers for 1956.* Published by the California Botanical Society. May 1958.

—, 1958. — *Index to plant chromosome numbers for 1957.* Published by the California Botanical Society. October 1958.

—, 1959. — *Index to plant chromosome numbers supplement (Previous to 1956).* Published by the California Botanical Society. April 1959.

ALSTON A. H. G., 1956. — *The subdivision of the Polypodiaceae.* Taxon, **5**: 23-25.

—, 1959. — *The Ferns and Fern-Allies of West Tropical Africa.* Being a supplement to the second edition of the Flora of West Tropical Africa. London.

AMSTUTZ E., 1957. — *Stylites, a new genus of Isoëtaceae.* Ann. Missouri Bot. Gard., **44**: 121-123.

ANDERSSON-KOTTÖ I., 1931. — *The genetics of ferns.* Bibliogr. Genet., **8**: 269-294.

ANDERSSON-KOTTÖ I. and GAIRDNER A. E., 1936. — *The inheritance of apospory on Scolopendrium vulgare.* Journ. Genet., **34**: 189-228.

—, 1938. — *Note on the chromosome numbers obtained from crosses with the « peculiar » aposporous type of Scolopendrium vulgare.* Journ. Genet., **36**: 509-514.

ARNOLDI W., 1910. — *Beiträge zur Morphologie der Keimung von Salvinia natans.* Flora, **100**: 121-139.

AVANZI-D'AMATO M. G., 1957. — *Sul numero cromosomico diploide di Salvinia natans All.* Caryologia, **9**: 373-375.

BAKER J. G., 1887. — *Handbuch of the Fern-Allies.* G. Bell & Sons, London.

BARANOV P., 1925. — *Entwicklungsgeschichte des Sporangium und der Sporen von Lycopodium clavatum L.* Ber. Deut. Bot. Gesell., **43**: 352-360.

BARBER H. N., 1954. — *New species of Tmesipteris.* Victorian Natur., **2**: 97-99.

—, 1957. — *Polyploidy in the Psilotales.* Proc. Linn. Soc. New South Wales, **82**: 201-208.

BEER R., 1906. — *On the development of the spores of Helminthostachys zeylanica.* Ann. of Bot., **20**: 177-186.

—, 1913. — *Studies in spore development. III. The premeiotic and meiotic nucleus division of Equisetum arvense.* Ann. of Bot., **27**: 643-659.

BIERHORST D. W., 1953. — *Structure and development of the gametophyte of Psilotum nudum.* Am. Journ. Bot., **40**: 649-658.

—, 1958. — *Systematic changes in the shoot apex of Psilotum.* Bull. Torrey Bot. Club, **85**: 231-241.

BLACKWOOD, 1953. — *Chromosomes of Phylloglossum drummondii Kunze.* Nature, **172**: 592.

ÖNICKE v. L., 1911. — *Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen.* Ber. Deut. Bot. Gesell., **29**: 59-65.

OWER F. O., 1923-1928. — *The Ferns (Filicales) treated comparatively with a view to their natural classification.* 3 vol., University Press, Cambridge.

RITTON D. M., 1953. — *Chromosome studies on ferns.* Am. Jour. Bot., **40**: 575-583.

RONGNIART AD., 1828-1837. — *Histoire des Végétaux Fossiles.* 2 vol., G. Dufour & D'Ocagne, Paris.

ROWNLIE G., 1954. — *Introductory note to cyto-taxonomic studies of New Zealand ferns.* Trans. R. Soc. New Zealand, **82**: 665-666.

, 1957. — *Cyto-taxonomic studies on New Zealand Pteridaceae.* New Phytol., **56**: 207-209.

, 1958. — *Chromosome numbers in New Zealand Ferns.* Trans. R. Soc. New Zealand, **85**: 212-216.

URLINGAME L. L., 1907. — *The sporangium of the Ophioglossales.* Bot. Gaz., **44**: 34-56.

LKINS G. N., 1897. — *Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes.* Bull. Torrey Bot. Club, **24**: 101-115.

MPBELL D. H., 1940. — *The evolution of the Land Plants.* Stanford University Press, Stanford.

AMBERLAIN C. J., 1920. — *Grouping and mutation in Botrychium.* Bot. Gaz., **70**: 387-398.

IARUGI A., 1959. — *L'evoluzione del sistema genetico a livello sopraspecifico.* Atti del Simposio « Evoluzione e Genetica » dell'Accademia Nazionale dei Lincei, Aprile 1959 *(in corso di stampa).*

ING R. C., 1940. — *On natural classification of the family Polypodiaceae.* Suryatsenia, **5**: 201-269.

RISTENSEN C., 1938. — *Filicinae* (in Verdoorn, pp. 522-550).

RYSLER M. A. and JOHNSON D. S., 1939. — *Spore production in Regnellidium.* Bull. Torrey Bot. Club, **66**: 263-279.

ARKE H. M., 1936. — *The morphology and anatomy of Lygodium Japonicum.* Am. Journ. Bot., **23**: 405-410.

NLEY M. A., 1945. — *An anatomical and cytological study of Nephrolepis exaltata and some of its varieties.* Ohio State Univ. Abstr. Doctoral Diss., **46**: 39-46.

PELAND E. B., 1933. — *Trichomanes.* Philip. Journ. Sci., **51**: 119-280.

1937. — *Hymenophyllum.* Philip. Journ. Sci., **64**: 1-188.

1938. — *Genera Hymenophyllacearum.* Philip. Journ. Sci., **64**: 1-188.

1947. — *Genera Filicum, the Genera of Ferns.* Chronica Botanica Co., Waltham, Mass., U.S.A.

LAY C., 1953. — *Nombres chromosomiques chez les Cryptogames.* Rev. Cyt. Biol. Vég., **14**: 59-107.

NKE P., 1902. — *Sporenentwicklung bei Selaginella.* Beih. Bot. Centr., **12**: 182-199.

Dickason F. G., 1946*a*. — *A phylogenetic study of the ferns of Burma*. Ohio Journ. Sc **46**: 73-108.

—, 1946*b*. — *The ferns of Burma*. Ohio Journ. Sci., **46**: 109-141.

Diels L., 1900. — *Polypodiaceae*. In: Engler E. und Prantl K., 1900, pp. 139-339.

Digby L., 1919. — *On the archesporial and meiotic mitoses of Osmunda*. Ann. of Bo **33**: 135-172.

Döpp W., 1932. — *Die apogamie bei Aspidium remotum Al. Br.* Planta, **17**: 86-152.

—, 1933. — *Weitere Untersuchungen an apogamen Farnen. I. Aspidium filix-mas Sw. va crist. hort.* Ber. Deut. Bot. Gesell., **51**: 341-347.

—, 1938. — *Karyologie* (in Verdoorn, pp. 233-283).

—, 1939. — *Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung Dryopt ris.* Planta, **29**: 481-533.

—, 1949. — *Zur Problematik von Dryopteris paleacea (Sw.) C. Chr. und ihres Forme und Verwandtschaftskreises*. Ber. Deut. Bot. Gesell., **62**: 61-68.

Duncam R. E., 1941. — *Apogamy in Dodia caudata*. Am. Journ. Bot., **28**: 921-931.

Dunlop D. W., 1949. — *Notes on the cytology of some Lycopsids*. Bull. Torrey Bo Club, **76**: 266-277.

Eames A. J., 1936. — *Morphology of Vascular Plants. Lower Groups (Psilophytales Filicales)*, McGraw-Hill, New York.

Ehrenberg L., 1945. — *Kromosomtalen hos nagra Kärlväxter*. Bot. Notiser, Anno 194 430-437.

Ekambaram T. and Venkatanathan T. N., 1933. — *Studies on Isoëtes coromandelina* Journ. Ind. Bot. Soc., **12**: 191-225.

Ekstrand H., 1920. — *Über die Mikrosporenbildung von Isoëtes echinosporum*. Sv. Bo Tidsk., **14**: 312-318.

Engler A. und Prantl K. 1900. — *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. I Teil, 4 Abteilun Engelmann, Leipzig.

Fabbri F., 1957*a*. — *Citogenetica della Notholaena Marantae (L.) R. Br. (Sinopterid ceae)*. Caryologia, **10**: 388-390.

—, 1957*b*. — *L'ottoploidismo di Adiantum cuneatum Langsd. et Fisch. (Adiantace* Caryologia, **10**: 408-411.

—, 1957*c*. — *Sondaggi citogenetici nelle Polypodiaceae « sensu stricto »*. Caryologia, 1 402-407.

—, 1960. — *Contributo per l'interpretazione della persistenza nucleolare durante la mito in Psilotum nudum (L.) Beauv.* Caryologia, **13**: 297-337.

Farmer B. J. and Digby L., 1907. — *Studies in Apospory and Apogamy in Ferns*. Ann. Bot., **21**: 161-200.

—, 1910. — *On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid fern* Ann. of Bot., **24**: 191-212.

ELLER M. J., 1953. — *Sporocarpe et sporogène chez Marsilea hirsuta R. Br.* Cellule, **60**: 307-377.

RIEBEL H., 1933. — *Untersuchungen zur Cytologie der Farne.* Beitr. Biol. Pflanz., **21**: 167-210.

EORGEVITSCH P. M., 1910. — *Aposporie und Apogamie bei Trichomanes Kaulfussii.* Jahrb. Wiss Bot., **48**: 155-170.

ÖBEL K. H., 1935. — Diss. Marburg.

OPAL-IYENGAR, 1956. — *Origin and behaviour of chiasmata in Botrychium.* Proc. Indian Sci. Cong.

REGORY B. A., 1940*a*. — *Spore-formation in Leptosporangiate ferns.* Ann. of Bot., **18**: 445-458.

-, 1940*b*. — *The reduction division in Ferns.* Proc. R. Soc. London B, **73**: 86.

UIGNARD L., 1894. — *Sur l'origine des sphères directrices.* Journ. de Bot., **8**: 241-249 e 257-264.

-, 1899. — Archiv. d'Anat. micr., **2**: 455.

ADAC E. and HASKOVA V., 1956. — *Taxonomické posnamky o tatranskych rostlinach ve vztahn cytologigii.* Biologia, **11**: 717-723.

AGERUP O., 1941. — *Nordiske Kromosom. Tal. 1.* Bot. Tidssk., **45**: 385-395.

EILBRONN A., 1928. — *Übere experimentelle erzengte Tetraploidie bei Farnen.* Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererb., Suppl., **2**: 830.

-, 1932. — *Polyploidie und Generationswechsel.* Ber. Deut. Bot. Gesell., **50**: 289-299.

EITZ E., 1926. — *Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich 1.* Zeits. Bot., **18**: 625-681.

ERTER W., 1849. — *Index Lycopodiorum,* Herter, Montevideo.

-, 1909. — *Beitrage zur Keuntniss der Gattung Lycopodium. Studien über die Untergattung Urostachys.* Engler's Bot. Jahrb., **43**, Beiblatt, 98: 29.

-, 1922. — *Itinera Herteriana. III: Heteropteridophyta austroamericana.* Beih. Bot. Centralblatt, **39**: 248-256.

-, 1923. — *Lycopodiaceae philippinenses.* Phylipp. Journ. Sci., **29**: 57-76.

IRMER M., 1927. — *Handbuch der Palaeobotanik. Band I: Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta.* Oldenbourg, München.

OLTTUM R. E., 1947. — *A revised classification of Leptosporangiate ferns.* Journ. Linn. Soc. (Bot.), **53**: 123-158.

-, 1949. — *The classification of ferns.* Biol. Rev., **24**: 267-296.

-, 1954. — *A revised Flora of Malaya.* Vol. II, Singapore.

OOKER W. J., 1825. — *Exotic flora.* II, Edimburgh.

ORGENSEN C. A., 1928. — *The microsporangia of Pilularia globulifera L.* Dansk Bot. Arkiv, **5**, n. 24: 1-9.

NABEN, 1948. — Blyttia, **6**: 17-32.

KUNDT A., 1911. — *Die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien von Salvinia natans*. Beih. Bot. Centr., **27**: 26-51.

LAWTON E., 1932. — *Regeneration and induced polyploidy in ferns*. Am. Journ. Bot., **19**: 303-333.

—, 1936. — *Regeneration and induced polyploidy in Osmunda regalis and Cystopteris fragilis*. Am. Journ. Bot., **23**: 107-114.

LECLERCQ S., 1956. — *Evidence of vascular plants in the Cambrian*. Evolution, **10**: 109-114.

LENOIR M., 1922. — C. R. Acad. Sci., Paris, **174**: 1559.

—, 1926. — *Évolution des chromatines. I. Les phénomènes de la cinèse dans la tige aérienne de l'Equisetum arvense L.* Arch. morf. gén. éxp., **26**: 1-53.

—, 1932. — *Évolution des chromosomes hétérotipiques pendant la diacinèse chez l'Equisetum palustre L.* C. R. Soc. Biol., **110**: 77-78.

LINNEO C., 1737. — *Genera plantarum*. Ed. 1, Lugduni Batavorum.

—, 1753. — *Species plantarum*. Ed. 1, Holmiae.

DE LITARDIÈRE R., 1920. — *Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique dans les Filicinées*. Cellule, **31**: 255-473.

—, 1928. — *Observations cytologiques sur la Salvinia natans*. Arch. Bot., **2**: 47-52.

LOUSLEY J. E., 1955. — *Species studies in the British Flora*. London.

LÖVE A. and LÖVE D., 1948. — *Chromosome numbers of northern plant species*. Icel. Univ. Inst. Appl. Sci., Dept. Agric. Rep. B., **3**: 1-131.

—, 1958. — *Cytotaxonomy and classification of Lycopods*. Nucleus, **1**: 1-10.

LOVIS J. D., 1955. — *The problem of Asplenium trichomanes*. In LOUSLEY, pp. 99-103.

—, 1958. — *A chromosome count in Schizaea*. Nature, **181**: 1085.

LOYAL D. S., 1958. — *Cytology of two species of Salviniaceae*. Curr. Sci., **27**: 357-358.

MAHABALE T. S. and GORJI G. H., 1951. — *Sporogenesis in Nephrolepis exaltata Schott*. Journ. Univ. Bombay, **20**: 66-77.

MAHESHWARI P. and SINGH B., 1934. — Journ. Indian Bot. Soc., **13**: 103.

MANTON I., 1932. — *Contribution to the cytology of apospory in ferns. I: A case of induced apospory in Osmunda regalis L.* Journ. of Genet., **25**: 423-430.

—, 1939. — *Evidence on spiral structure and chromosome pairing in Osmunda regalis L.* Ph. Trans. R. Soc. London, Ser. B., **230**: 179-215.

—, 1942. — *A note on the cytology of Psilotum with special reference to vascular prothalli from Rangitoto Island*. Ann. of Bot., n. s., **6**: 283-292.

—, 1945. — *Chromosome lenght of the early meiotic prophases in Osmunda*. Ann. of Bot., n. s., **9**: 155-178.

—, 1947. — *Polyploidy in Polypodium vulgare*. Nature, **159**: 136.

—, 1950. — *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. Cambridge, University Press.

—, 1951. — *Cytology of Polypodium in America*. Nature, **167**: 37.

ANTON I., 1953. — *The cytological evolution of the fern flora of Ceylon.* Symposia Soc. Exp. Biol., **7**: 174-185.

, 1954*a*. — *The cytology of meiosis in Matonia.* Nature, **173**: 453-454.

, 1954*b*. — *Cytological notes on one hundred species of malayan ferns.* In: HOLTTUM 1954, pp. 623-627 (appendice).

, 1955. — *The importance of Ferns to an understanding of the British Flora.* In: LOUSLEY 1955, pp. 90-98.

, 1955. — *Pteridology.* California Acad. Sci. « A Century of Progress in the Natural Science, 1853-1953 », pp. 301-321, San Francisco.

, 1957. — *The problem of Polypodium virginianum.* Am. Fern. Journ., **47**: 129-134.

, 1958. — *Chromosomes and Fern phylogeny with special reference to « Pteridaceae ».* Journ. Linn. Soc. London, **56**: 73-92.

, 1959. — *Cytological information on the Ferns of West Tropical Africa.* In ALSTON 1959, pp. 75-81.

ANTON I. and SHIVAS M., 1953. — *Two cytological forms of Polypodium virginianum in Eastern North America.* Nature, **172**: 410-411.

ANTON I. and SLEDGE W. A., 1954. — *Observations on the cytology and taxonomy of the Pteridophyte Flora of Ceylon.* Phil. Tr. R. Soc. London, Ser. B., n. 654, **238**: 127-185.

ANTON I. and WALKER S., 1953. — *Cytology of the Dryopteris spinulosa Complex in Eastern North America.* Nature, **171**: 1116-1117.

, 1954. — *Induced apogamy in Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray and D. Filix-mas (L.) Schott emend. and its significance for the interpretation of the two species.* Ann. of Bot., n. s., **18**: 377-383.

ARSCHALL C. C., 1925. — *Differentiation of sporangia in Marsilia quadrifolia.* Bot. Gaz., **79**: 85-94.

ARTINOLI G., 1952. — *Studio cariologico ed ecologico della Phyllitis hybrida C. Christ. (Aspleniaceae).* Caryologia, **5**: 178-191.

AXON W. R., 1926. — *Pteridophyta of Porto Rico and the Virgin Islands.* In: Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands; **6** part 3: 373-521.

EHRA P. N., 1944. — Proc. Nat. Acad. Sci., **14** B: 189.

EHRA P. N. and BIR S. S., 1957. — *Cytology of some indian species of genus Asplenium L.* Curr. Sci., **26**: 151-152.

, 1958. — *Cytology of some blechnoid ferns together with a note on the affinities of Stenochlaena.* Proc. N. Inst. Sc. India, **24** B: 47-53.

, 1959. — *A note on chromosome numbers in some Indian species of Equisetum.* Am. Fern. Journ., **49**: 86-92.

EHRA P. N. and LOYAL D. S., 1956*a*. — *Colchicine effect on the prothalli of Goniopteris multilineata (Wall.) Bedd. and G. prolifera Roxb., with emphasis on abnormal spermatogenesis in polyploid prothalli.* Ann. Bot., n. s., **20**: 545-552.

MEHRA P. N. and LOYAL D. S., 1956*b*. — *Some observations on the cytology and anatom of Hypodematium crenatum (Forsk.) Kuhn.* Curr. Sci., **25**: 363-364.

—, 1958. — *Chromosome number of Marsilea.* Nature, **181**: 577.

MEHRA P. N. and SINGH H. P., 1955. — *Cytology of Cyatheaceae, Woodsiae and Marc tiaceae.* Curr. Sci., **24**: 425.

MEHRA P. N. and SINGH G., 1956. — *Cytology of indian Gleicheniaceae.* Curr. Sci., **22** 168.

—, 1957. — *Cytology of Hymenophyllaceae.* Journ. Genet., **55**: 379-393.

MEHRA P. N. and VERMA S. C., 1957*a*. — *Cytology of Lycopodium.* Curr. Sci., **26**: 55-5

—, 1957*b*. — *Cytology of indian species of Onychium.* Nature, **180**: 715-717.

—, 1957*c*. — *The cytology of some Athyrium species from Northern India.* Ann. of Bo n. s., **21**: 455-459.

—, 1960. — *Cytotaxonomical observations on some west Himalayan Pteridaceae.* C ryologia, Vol. **13**: Fasc. 2 (in corso di stampa).

MELCHIOR H. and WERDERMANN E., 1954. — *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilie* ed. 12, Vol. 1, Borntraeger, Berlin.

MEYER D. E., 1952. — *Untersuchungen über Bastardierung in der Gattung Asplenium* Bibliotheca Botanica, Heft. 123, Stuttgart.

—, 1957. — *Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (I-XV).* Ber. Deut. Bot. Gesell **70**: 57-66.

—, 1958*a*. — *Die Chromosomenzahlen der Asplenien Mitteleuropas.* Willdenowia, **2**: 44 52.

—, 1958*b*. — *Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (XVI-XX).* Ber. Deut. Bo Gesell., **71**: 11-20.

—, 1959. — *Die Chromosomenzahl der Woodsia glabella R. Br. Mitteleuropas.* Willd nowia, **2**: 214-217.

MEYER C. I., 1928. — (*In russo*) Titolo del « resumé »: *Développement du sporange ch le Psilotum triquetrum Sw.* Bull. Soc. Sci. Nat. Moscou, **37**: 52-64.

NAKAI T., 1949. — *Classes, ordines, familiae, subfamiliae, tribus, genera nova quae attinent ad plantes Koreanas.* Journ. Jap. Bot., **24**: 8-14.

NEMEC B., 1905. — In: *Studien über die Regeneration.* Berlin.

NESSEL H., 1939. — *Die Barlappgewachse (Lycopodiaceae).* Fisher, Jena (1939), mit Ein teilung nach W. Herter.

NINAN C. A., 1955. — *Cytology of Equisetum debile Roxb.* Journ. Ind. Bot. Soc., **34** 112-114.

—, 1956*a*. — *Cytology of Psilotum nudum (L.) Beauv. (P. triquetrum Sw.).* Cellule **57**: 307-318.

—, 1956*b*. — *Cytology of Ophioglossaceae.* Curr. Sci., **25**: 161-162.

—, 1956*c*. — *Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophytes I. Observation on the Marattiaceae.* Journ. Ind. Bot. Soc., **35**: 233-239.

NINAN C. A., 1956*d*. — *Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophytes. III. Observations on Osmunda Regalis L.* Journ. Ind. Bot. Soc., **35**: 248-251.

—, 1956*e*. — *Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophytes. IV. Systematic position of Ceratopteris thalictroides (L.) Brongn.* Journ. Ind. Bot. Soc., **35**: 252-256.

—, 1958*a*. — *Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophytes. II. Observations on the genus Lycopodium.* Proc. N. Inst. Sc. India, **24** B.: 54-66.

—, 1958*b*. — *Studies on the Cytology and Phylogeny of the Pteridophytes: VI: Observations on the Ophioglossaceae.* Cytologia, **23**: 291-316.

OKABE S., 1929. — *Ueber eine tetraploide Gartenrasse von Psilotum nudum Palisot de Beauvois (= P. triquetrum Sw.) und die tripolige Kernteilung in ihren Sporenmutterzellen.* Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. IV, **4**: 373-380.

OKUNO S., 1936. — *Chromosome in some sporophyll-bearing ferns.* Bot. Mag. Tokio, **50**: 332-337.

PALISOT DE BEAUVOIS A. M. F. J., 1805. — *Prodrome des cinquième et sixième familles de l'Aethéogamie. Les Mousses. Les Lycopodes.* Fournier, Paris.

PANIGRAHI G. and MANTON I., 1958. — *Cytological and taxonomic observations on some members of the Cyclosorus parasiticus complex.* Journ. Linn. Soc. London, **55**: 729-743.

PATTERSON M. T., 1942. — *Cytology of apogamy in Polysticum tsussemense.* Bot. Gaz., **104**: 107-114.

PICHI-SERMOLLI R. E. G., 1957. — *Names and types of fern genera. 2. Angiopteridaceae, Marattiaceae, Danaeaceae, Kaulfussiaceae, Motoniaceae, Parkeriaceae, Adiantaceae.* Webbia, **12**: 339-373.

—, 1957. — *Adumbratio Florae Aethiopicae. 5. Parkeriaceae, Adiantaceae, Vittariaceae.* Webbia, **12**: 645-703.

—, 1958. — *The higher taxa of the Pteridophyta and their classification.* In « Systematics of today » edited by O. Hedberg. Uppsala Univ. Arsskrift, pp. 70-90.

—, 1959. — *Pteridophyta.* In: « Vistas in Botany » edited by W. B. Turril, Pergamon Press Ltd. London, pp. 421-493.

PRANTL K., 1875. — *Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. I Heft. Die Hymenophyllaceen, die Niedrigste Entwicklungsreihe der Farne.* Engelmann, Leipzig.

PRITZEL E., 1900. — *Lycopodiaceae.* In: Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, I. b, 563.

REED C. F., 1948. — *The phylogeny and ontogeny of the Pteropsida. 1. Schizaeales.* Bol. Soc. Broter., ser. 2, **21**: 71-197.

—, 1953. — *Index Isoëtales.* Bol. Soc. Broter., Ser. 2, **27**: 5-72.

—, 1954. — *Index Marsileata et Salviniata.* Bol. Soc. Brot., Ser. 2, **28**: 5-61.

REESE G., 1951. — *Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefässplanzen. I.* Ber. Deut. Bot. Gesell., **64**: 240-255.

Reimers H., 1954. — *Pteridophyta*. In: Melchior and Werdermann 1954, pp. 269-311.

Reinhold H., 1926. — Mitteil. Inst. Allegem. Bot. Hamburg, **6**: 309.

de Resende-Pinto M. C. and de Lemos-Pereira A., 1949. — *A case of post meiotic chromatic reduction*. Portug. Acta Biol., ser. A, Vol. Goldschmidt, 652-662.

Rosen F., 1896. — *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. Psilotum triquetrum*. Cohns. Beitr. Biol. Pflanz., **7**: 281.

Rosendahl G., 1941. — *Versuche zur Erzeugung von Polyploidie bei Farnen durch Colchicinbehandlung sowie Beobachtungen an polyploiden Farnprothallien*. Planta, **31**: 597-637.

Rothmaler W., 1944. — *Pteridophyten-Studien, I*. Feddes Repert. Sp. Nov., **54**: 55-82.

—, 1951. — *Die Abteilungen und Klasse der Pflanzen*. Feddes Repert. Sp. Nov., **54**: 256-266.

—, 1954. — *La taxinomie des Lycopodiales*. Huitième Congr. Intern. Botanique Paris, Rapp. et Comm., Sect. **5**: 18-19.

Roy R. P., Sinha Baxi M. B., 1956. — *Meiotic studies in Adiantum peruvianum Klotz*. Curr. Sci., **25**: 268-269.

—, 1958*a*. — *Somatic studies in the genus Adiantum*. Proc. Indian Sc. Congress, Vol., **45**: 284 Abstracts.

—, 1958*b*. — *Spore-formation in Adiantum peruvianum Klotz*. Proc. Indian Sc. Congress, Part. III: 234-235 Abstracts.

Sarbadhikari P. C., 1939. — *Cytology of apogamy and apospory in Osmunda javanica Bl.* Ann. of Bot., n. s., **3**: 137-145.

Schifferdecker I., 1957. — *Untersuchungen über die Gattung Pteris, im besonderen die Zytologie ihrer apogamen Formen*. Zeits. Induk. Abs. und Vererb., **88**: 163-183.

Shivas M. G., 1955. — *The two subspecies of Asplenium Adiantum-nigrum L. in Britain*. In: Lousley 1955, p. 104.

Smith G. M., 1955. — *Cryptogamic Botany*. 2 vol., ed. 2, McGraw-Hill, New York.

Sorsa V., 1958. — *Chromosome studies on Finnish Pteridophyta. I*. Hereditas, **44**: 541-546.

Spring A., 1842-1850. — *Monographie de la famille des Lycopodiacées*. Nouv. Mém. Acad. R. Sci. Bel. Lettr. Bruxelles, 15 (Mém. 6) 1-110. Mém. Acad. R. Sci. Lettr. Beaux Arts Belgique, 24 (Mém. 1), 1-358.

Steil W. N., 1919. — *A study of apogamy in Nephrodium hirtipes*. Ann. of Bot., **33**: 109-132.

—, 1939. — *Apogamy, apospory, and parthenogenesis in the Pteridophytes*. Bot. Rev., **5**: 433-453.

—, 1951. — *Apogamy, apospory and parthenogenesis in the Pteridophytes. II*. Bot. Rev., **17**: 90-104.

Stevens W. C., 1898. — *Ueber Chromosomenteilung bei der Sporenbildung der Farne*. Ber. Deut. Bot. Gesell., **16**: 261.

STRASBURGER E., 1900. — Histol. Beitr., Heft. 6, Jena.

—, 1907. — *Apogamie bei Marsilia*. Flora Allg. Bot. Zeit., **97**: 123-191.

SZAKIEN B., 1936. Cellule, **45**: 15.

TAKAMINE N., 1921. — *Some observations in the life history of Isoëtes*. Bot. Mag. Tokyo, **35**: 184-190.

TAKHTAJAN A. L., 1953. — *Phylogenetic principles of the system of higher plants*. Bot. Rev., **19**: 1-45.

TISCHLER G., 1926, 1930, 1938. — *Pflanzliche Chromosomenzahlen*. Tabulae Biol. Period.

—, 1950. — *Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas*. Den Haag.

TREVISAN DE SAINT-LEON V., 1874. — *Sylloge sporophytarum Italiae*. Atti Soc. Ital. Sci. Nat., **17**: 213-258.

TRYON A. F., 1957. — *A revision of the Fern genus Pellaea section Pellaea*. Ann. Miss. Bot. Gard., **44**: 125-193.

TRYON A. F. and BRITTON D. M., 1958. — *Cytotaxonomic studies on the fern genus Pellaea*. Evolution, **12**: 137-145.

TSCHERMAK-WOES E., DOLEZAL-JANISH R., 1959. — *Über die Karyologische Anatomie einiger Pteridophyten sowie auffallende Unterschiede im kernvolumen bei Cyrtomium falcatum*. Österr. Bot. Zeitsch., **116**: 315-324.

VAZART J., 1956. — *Etude cytologique de la reproduction sexuée chez quelques Ptéridophytes*. Rev. Cyt. Biol. Vég., **17**: 263-473.

VERDOORN F., 1938. — *Manual of Pteridology*. Nijhoff., The Hague.

VERMA S. C., 1956. — *Cytology of Ophioglossum*. Curr. Sci., **25**: 398-399.

—, 1957. — *Cytology of Ophioglossum coriaceum A. Cunn*. Cytologia, **22**: 393-403.

—, 1958*a*. — *Cytology of fern genus Acrophorus*. Curr. Sci., **27**: 177-178.

—, 1958*b*. — *Cytology of Ophioglossum vulgatum*. Acta Bot. Neerl., **7**: 629-634.

WAGNER W. H. Jr., 1952. — *The fern genus Diellia. Its structure, affinities and taxonomy*. Univ. Calif. Publ. Bot., **26**: 1-212.

—, 1953. — *A cytological study of the Appalachian Spleenworts*. Am. Fern. Journ., **43**: 109-114.

—, 1954. — *Reticulate evolution in Appalachian Aspleniums*. Evolution, **8**: 103-118.

—, 1955. — *Cytotaxonomic Observations on North American Ferns*. Rhodora, **57**: 219-240.

—, 1956*a*. — *Asplenium ebenoides* × *platyneuron, a new triploid hybrid produced under artificial conditions*. Am. Fern. Journ., **46**: 75-82.

WAGNER W. H. Jr. and DARLING T., 1957. — *Synthetic and wild Asplenium gravesii*. Brittonia, **9**: 57-63.

WAGNER W. H. Jr. and HAGENAH D. J., 1956*a*. — *A diploid variety in the Cystopteris fragilis Complex*. Rhodora, **58**: 79-87.

—, 1956*b*. — *Observations on some bulbet-producing populations of the Cystopteris fragilis Complex*. Am. Fern. Journ., **46**: 137-146.

WAGNER W. H. Jr. and LORD L. P., 1956. — *The morphological and cytological distinc ness of Botrychium minganense and B. lunaria in Michigan.* Bull. Torr. Bot. Club 83 : 261-280.

WAGNER W. H. Jr. and WHITMIRE R. S., 1957. — *Spontaneous production of a morph logically distinct, fertile allopolyploid by a sterile diploid of Asplenium ebenoide* Bull. Torrey Bot. Club, 84 : 79-89.

WALKER S., 1955. — *Cytogenetic studies in the Dryopteris spinulosa Complex. I.* Watso nia, 3 : 193-209.

WALKER T. G., 1958. — *Hybridization in some species of Pteris L.* Evolution, 12 : 82-92.

WALTON J. and ALSTON A. H. G., 1938. — *Lycopodinae.* In : VERDOORN 1938.

YABE Y. and YASUI K., 1913. — *On the life-history of Ceratopteris thalictroides Brongn* Bot. Mag. Tokyo, 27 : 233-245.

YAMANOUCHI S., 1907. — *Apogamy in Nephrodium.* Bot. Gaz., 44 : 142-146.

—, 1908*a*. — *Sporogenesis in Nephrodium.* Bot. Gaz., 45 : 1-30.

—, 1908*b*. — *Spermatogenesis, oogenesis, and fertilization in Nephrodium.* Bot. Gaz. 45 : 145-175.

—, 1908*c*. — *Apogamy in Nephrodium.* Bot. Gaz., 45 : 289-318.

—, 1910. — *Chromosome in Osmunda.* Bot. Gaz., 49 : 1-12.

YAMASAKI N., 1954. — *Über den Einfluss von colchicin auf Farnphlanzen. I. Die jungen Prothallien von Polystichum craspedosorum Diels.* Cytologia, 19 : 249-254.

YASUI K., 1911. — *On the life history of Salvinia natans.* Ann. of Bot., 35 : 469-483.

YEATES J. S., 1925. — *The nucleolus of Tmesipteris tannensis Bernh.* Proc. Roy. Soc. B., 98 : 227-244.

YUASA A., 1934. — *Studies in the cytology of Pteridophytes. VI: Reduction division in Ophioglossum ellipticum Hooker et Grevielle.* Bot. Mag. Tokyo, 48 : 567-570.

—, 1935. — *Studies in the cytology of Pteridophyta. VII: Reduction division in Isoëtes japonica Al. Br.* Bot. Mag. Tokyo, 49 : 27-31.

—, 1941. — *Chromonemata in the life cycle of two species of pteridophytic plants.* Bot. and Zool., 9 : 185-193. Riassunto in : Jap. J. Bot. 11 (2) in abstracts.

ZIMMERMANN W., 1930. — *Die Phylogenie der Pflanzen.* Fischer, Jena. 2ª Ediz., Fischer, Stuttgard.

INDICE ALFABETICO
DELLE FAMIGLIE E DEI GENERI

	pag.
acopteris	98
riophorus	117
rostichum	76
tiniopteris	76
IANTACEAE	84
iantum	84
sophila	96
apelopteris	98
arthropteris	136
eimia	74
GIOPTERIDACEAE	71
giopteris	71
isosorus	87
ogramma	83
trophyum	86
aiostegia	127
cypteris	117
thropteris	127
PIDIACEAE	117
FLENIACEAE	103
plenium	103
plenoceterach	110
HYRIACEAE	112
hyrium	112
olla	94
OLLACEAE	94
lvisia	131
ECHNACEAE	129
echnum	129
lbitis	126
trychium	67
mptosorus	110
mpyloneurum	132
rdiomanes	91
phalomanes	91
ratopteris	86
terach	110
eilanthes	80
otium	87
losorus	98
niogramme	83
pidomanes	91

	pag.
Crypsinus	132
Cryptogramma	82
CRYPTOGRAMMACEAE	82
Ctenitis	117
Ctenopteris	136
Culcita	87
Cyathea	96
CYATHEACEAE	96
Cyrtomium	118
Cystopteris	114
Davallia	127
DAVALLIACEAE	127
Dennstaedtia	87
DENNSTAEDTIACEAE	87
Diacalpe	118
Dicksonia	87
DICKSONIACEAE	87
Dicranopteris	95
Didymochlaena	118
Diellia	115
Diplazium	116
DIPTERIDACEAE	131
Dipteris	131
Doodia	130
Doryopteris	81
Drynaria	132
Dryopteris	118
Egenolphia	126
Elaphoglossum	122
EQUISETACEAE	65
Equisetum	65
Fadyenia	123
Gleichenia	95
GLEICHENIACEAE	95
Goniopteris	100
GRAMMITIDACEAE	136
Grammitis	137
Gymnocarpium	100
GYMNOGRAMMACEAE	83
Gymnopteris	83
Helminthostachys	69
Hemionitis	83

	pag.
Hemitelia	96
Heterogonium	123
Hicriopteris	95
Histiopteris	88
Humata	127
HYMENOPHYLLACEAE	91
Hymenophyllum	91
Hypodematium	123
Hypolepis	88
ISOËTACEAE	64
Isoëtes	64
Lepisorus	132
Leptochilus	133
Leptogramma	100
Leptopteris	72
LINDSAEACEAE	90
Lindsaya	90
LOMARIOPSIDACEAE	126
Lomariopsis	126
Lonchitis	88
Loxogramme	133
Loxoscaphe	111
LYCOPODIACEAE	60
Lycopodium	60
Lygodium	74
Marattia	72
MARATTIACEAE	72
Marsilea	75
MARSILEACEAE	75
Matonia	131
MATONIACEAE	131
Matteuccia	97
Mecodium	91
Meringium	92
Microgonium	92
Microgramma	133
Microlepia	88
Microsorium	133
Monogramma	86
Nephrolepis	128
Notholaena	81
Oleandra	129

	pag.
Oleandraceae	129
Onoclea	97
Onocleaceae	97
Onychium	82
Ophioglossaceae	67
Ophioglossum	69
Osmunda	73
Osmundaceae	72
Paesia	89
Parkeriaceae	86
Pellaea	81
Peranema	123
Phegopteris	101
Photinopteris	133
Phyllitis	111
Phylloglossum	63
Phymatodes	134
Pilularia	76
Pilulariaceae	76
Pityrogramme	82
Platycerium	134
Pleocnemia	123
Pleopeltis	134
Pleurosorus	111
Polyphlebium	92
Polypodiaceae	131
Polypodium	134
Polystichopsis	123
Polistychum	123
Prosaptia	137
Psilotaceae	59
Psilotum	59
Pteretis	97
Pteridaceae	76
Pteridium	89
Pteris	77
Pyrrosia	136
Quercifilix	124
Regnellidium	76
Rumohra	124
Saccoloma	89
Saffordia	83
Salvinia	94
Salviniaceae	94
Schizaea	75
Schizaeaceae	74
Schizocaena	97
Schizoloma	80
Selaginella	63
Selaginellaceae	
Solenodesmium	
Sphaerocionium	
Sphenomeris	
Stenochlaena	1
Stenosemia	1
Sticherus	
Syngramma	
Synopteridaceae	
Taenitis	
Tectaria	1
Thelypteridaceae	
Thelypteris	1
Todea	
Tmesipteridaceae	
Tmesipteris	
Trichomanes	
Vandenboschia	
Vittaria	
Vittariaceae	
Woodsia	1
Woodsiaceae	1
Woodwardia	1
Xiphopteris	1

ELENA MAUGINI

RICERCHE SULLA CITOGEOGRAFIA E SULLA TASSONOMIA DELL' *URGINEA MARITIMA* BAK.

(con 1 figura nel testo) *

In redazione: il 12 Ottobre 1959.

Ai numerosi biotipi diploidi e tetraploidi di *Urginea maritima* Bak. studiati precedentemente da diversi AA. (MARTINOLI 1949, GIUFFRIDA 1950, MAUGINI 1953 e 1956, BATTAGLIA 1957*a*, *b*) se ne aggiungono ora diversi altri tra i quali compaiono alcuni biotipi triploidi che crescono allo stato di spontaneità, a differenza di quelli che finora erano noti (GIUFFRIDA 1950, BATTAGLIA 1957*b*), e un biotipo esaploide, reperto per la prima volta segnalato in Italia.

Gli esemplari studiati provenivano dalle seguenti zone:

1) Bulbi raccolti dal Prof. Alberto Chiarugi sul colle del Belvedere nell'isola di Montecristo, nel maggio 1957.
2) Bulbi raccolti dalla Sign. Maria Alfonsi lungo il litorale settentrionale dell'isola d'Elba, nelle località La Biodola e Acquaviva.
3) Bulbi raccolti dalla Prof. Chiara Gori nell'isola di Giannutri.
4) Bulbi raccolti dal Capitano Belvisii a Vergimursà nell'isola di Pantelleria.
5) Bulbi raccolti dal Sig. Luciano Giugnolini nel Lazio, nelle vicinanze di Fondi (Latina), alla cava.
6) Bulbi raccolti dal Sig. Luciano Giugnolini nel Lazio, nei pressi di Formia (Latina), sopra S. Maria la Noce a m. 300 s. m.
7) Bulbi raccolti dal Dott. Guido Moggi in Lucania, sul M. Bulgheria (Cilento), sulla pendice sud del Tozzo del Finocchio a m. 600 s. m. e sul pendio roccioso sopra S. Giovanni a Piro sempre a m. 600 s. m.
8) Bulbi raccolti dalla Prof. Eleonora Francini in Puglia, nel bosco di S. Michele (Bari).
9) Bulbi raccolti dal Prof. Michele Martino in Puglia, a Fornovecchio (S. Marco in Lamis - Foggia) ai piedi del versante meridionale del Gargano.

---

* Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale del C.N.R. Pubblicazione n. 256: lavoro eseguito nell'Istituto Botanico dell'Università di Firenze, diretto dal Prof. Alberto Chiarugi.

10) Bulbi raccolti dal Dott. Guido Moggi in Calabria, sul litorale jonico presso Soverato Marina (Catanzaro).

11) Bulbi raccolti dalla Prof. Chiara Gori in Sicilia, a S. Alessio (Messina).

12) Bulbi raccolti dalla Prof. Chiara Gori in Sicilia, a Caltagirone (Catania) (1).

Da queste piante, che vivevano tutte in condizioni di spontaneità e che attualmente sono coltivate in vaso nell'Orto Botanico di Firenze, sono stati prelevati gli apici radicali per lo studio delle piastre metafasiche, usando la stessa tecnica descritta nelle precedenti ricerche (MAUGINI 1953 e 1956).

Sono risultati *diploidi* 2n = 20: gli esemplari di S. Alessio (Messina), di Caltagirone (Catania), di Soverato Marina (Catanzaro), del M. Bulgheria (sia quelli del Tozzo del Finocchio che quelli di S. Giovanni a Piro), di Fornovecchio (Gargano) ed alcuni bulbi provenienti dal bosco di S. Michele (Bari); *triploidi* 2n = 30: quelli raccolti alla Biodola e ad Acquaviva nell'isola d'Elba; *tetraploidi* 2n = 40: tutti quelli dell'isola di Pantelleria, dell'isola di Montecristo, un bulbo proveniente dall'isola di Giannutri, quelli raccolti nei pressi di Fondi, di Formia e di Gaeta ed una parte degli esemplari provenienti dal bosco di S. Michele (Bari); *esaploide* 2n = 60: un bulbo raccolto nell'isola di Giannutri.

Dato che il numero totale dei reperti finora conosciuti comincia ad essere abbastanza considerevole, ho ritenuto interessante riportare su una carta d'Italia tutti i dati attualmente noti (fig. 1) in modo da rendere evidente a colpo d'occhio la distribuzione cito-geografica della specie in questione, distribuzione che dovrà in seguito essere completata con ulteriori ricerche in zone di particolare interesse.

In Calabria e in Sicilia, e anche questi ultimi dati lo confermano, vi è uniformità di biotipi, poichè sono stati sempre segnalati solamente esemplari diploidi, a differenza di quello che accade in Puglia, dove diploidi e tetraploidi sono spesso presenti nella stessa località, come del resto anche i bulbi provenienti dal bosco di S. Michele hanno confermato. Le piante raccolte a Fornovecchio (S. Marco in Lamis) sono risultate, come ho detto precedentemente, diploidi, ma tale reperto essendo il primo e per ora unico del Gargano non ci può autorizzare a ritenere che in questa zona siano assenti i biotipi tetraploidi e da qui la necessità di ulteriori ricerche.

Nella Campania si conosce soltanto l'esemplare diploide di Capri.

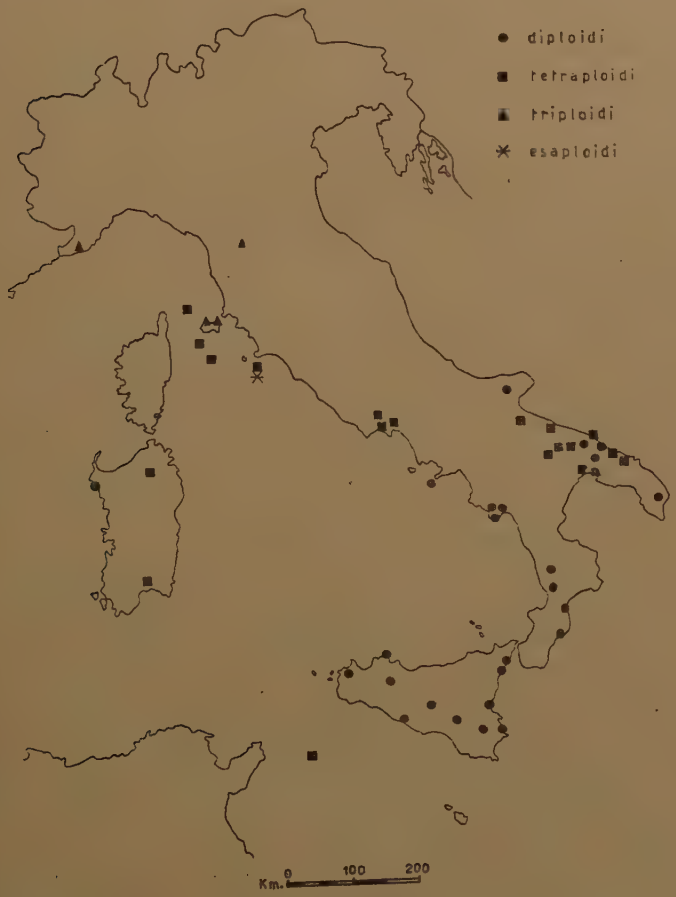
---

(1) Ringrazio vivamente tutti i gentili raccoglitori che mi hanno permesso la presente ricerca.

Nella Lucania sono per ora noti solamente i reperti di Capo Palio e di M. Bulgheria anch'essi diploidi, come quelli della vicina Calabria.

Nel Lazio meridionale a Formia, Gaeta e Fondi sono state trovate tanto piante tetraploidi.

Nell'Arcipelago Toscano, al tetraploidismo già segnalato degli



esemplari dell'isola di Capraia e dell'isola di Pianosa, si aggiunge ora quello dei numerosi bulbi dell'isola di Montecristo e quello di una pianta dell'isola di Giannutri. In questa stessa isola però un esemplare raccolto in prossimità di quello tetraploide è risultato esaploide, biotipo sconosciuto finora non solo nell'Arcipelago Toscano, ma anche nell'intera Penisola Italiana. Infatti gli unici reperti esaploidi sono stati

segnalati dal BATTAGLIA (1957*b*) in Portogallo nella Serra de Monsa
e nel Marocco presso Rabat.

Interessante è anche il triploidismo dei bulbi raccolti nell'is
d'Elba, soprattutto perchè per la prima volta si tratta di triploidi m
sfuggiti alla coltura, ma viventi allo stato di spontaneità. Dato po
che questi esemplari sono stati prelevati nella zona settentrionale d
l'isola, sebbene in due diverse località, sarebbe interessante studiare
penso di farlo quanto prima, bulbi provenienti da altre parti dell'El
per stabilire se il triploidismo è totale o se come appare più probabi
vicino ad esemplari a 2n = 30 se ne trovino altri a diversi gradi di
liploidia. Del resto il fatto che a Giannutri due bulbi vicini siano ris
tati a differente numero cromosomico potrebbe far ritenere necessa
una più estesa ed accurata ricerca in tutte le altre isole dell'arcipela
comprese quelle in cui è già stato segnalato il tetraploidismo, con
speranza di trovare in atto lo stesso fenomeno.

Ugualmente potrebbe essere fatto per l'isola di Pantelleria, d
le piante raccolte a Vergimursà sono risultate tetraploidi.

Dall'esame della cartina (fig. 1) appare con chiarezza che i repe
in certe zone sono ancora scarsi (Lazio, Campania, Lucania, Sardegn
Liguria) o addirittura mancanti, come nel caso della Lucania interr
dove l'*Urginea maritima* è presente, secondo FIORI e PAOLETTI (Appe
dice alla Flora Analitica d'Italia, 1908), e della Corsica, dove la spe
è largamente diffusa secondo il BRIQUET (1910).

Dalla distribuzione cito-geografica dei reperti di *Urginea mariti*
attualmente noti, appare evidente come la specie sia frequente nell'
terno e ciò concorda con quanto FIORI e PAOLETTI dicono nella App
dice della loro Flora d'Italia (1908). Infatti tali AA. hanno notato c
la specie si può trovare « anche entro terra come in Basilicata a Pon
rico, Tricarico (GIORDANO), ecc. », invece il FIORI (1923-25), dimentica
dosi di questa asserzione, la segnala « nelle arene e rupi marittime (
nell'interno) » dell'Italia meridionale e isole, del Lazio, della Tosca
e della Liguria.

Del resto anche da altri sistematici la specie è stata ritrovata s
tanto sulla costa; per il Lazio ad esempio, il SEBASTIANI e il MAU
(1918) la segnalavano a Fiumicino, il MARATTI (1922) lungo tutto il li
rale, il SANGUINETTI (1864) a Fiumicino, Ostia, ecc., il PIROTTA in A
BATE (1894) nei dintorni di Terracina, ma attualmente in queste zo
l'*Urginea maritima* deve essere scomparsa del tutto, poichè nessun
tento raccoglitore recentemente l'ha più trovata, mentre è diffusa
modo notevole nell'interno. Anche sulla costa toscana, la specie, che

ARUEL (1860) riteneva fosse diffusa «nel litorale: Pisa, Livorno (Stano (SAV.), M. Argentario (SANT.), M. Pisano (Sign. BECCARI), isole di apraia dove è comune (MOR. e DE NOT. REG.) e di Montecristo (TAGL.)», on è stata più osservata, e, se vi è ancora, deve essere assai rara. Dal unto di vista citologico l'unico dato della Toscana in nostro possesso, il bulbo triploide di Buggiano (Pistoia), e come per la Liguria, le cui onoscenze citologiche sono limitate all'esemplare triploide dei dintorni i S. Remo, probabilmente sfuggito alla coltura come la pianta di Buggiano, sarebbe interessante accrescere i reperti che, anche nel caso di uest'ultima regione non dovrebbero essere molto abbondanti, dato che l PENZIG (1902), almeno per quanto riguarda la Riviera di Levante, rieneva che l'*Urginea maritima* si trovasse «sur les rochers maritimes lans quelques rares localités», [al contrario di quanto sosteneva il 'LÜCKIGER (1877) che pensava la specie assai più diffusa nell'interno]. l GISMONDI (1950) invece dicendo che l'*Urginea maritima* ha il suo abitat sulle arene e sulle rupi marittime, ripete quanto già il FIORI 1923-25) aveva segnalato e non precisa la sua diffusione.

Contemporaneamente a queste ricerche cito-geografiche i molti semplari di *Urginea maritima* provenienti da località così diverse e oltivati da parecchi anni nell'Orto Botanico fiorentino, mi hanno perneSSO alcune osservazioni morfologiche e tassonomiche sulla specie in uestione.

Il carattere che più risalta anche ad un esame superficiale della ianta, è il colore del bulbo. Già lo STEINHEIL (1836) quando rielaborò 'Urginea Scilla Steinh. (1834) proponendo la scissione in due specie hiamate dall'A. *Squilla maritima* Steinh. e *Squilla Pancration* Steinh., ccennò al diverso colore del bulbo e in base a questo identificò due varietà una a «bulbo rufo» ed un'altra a «bulbo pallido».

Alcuni AA. ritengono il carattere colore fondamentale per il ricoioscimento delle specie (vedi ad esempio *Squilla numidica* e *Squilla paeroidea* a bulbo rosso, *Squilla insularis e Squilla littoralis* a bulbo ianco-verdastro di JORDAN e FOURREAU 1866-70).

Altri invece pensano che il colore del bulbo possa variare nell'amito non solo della specie, ma anche della varietà. Infatti secondo 'ÄCKHOLM e DRAR (1954) l'*Urginea maritima* Bak. e la sua varietà *Pancration* (Steinh.) presentano ambedue esemplari a bulbo rosso e a ulbo bianco.

Nella popolazione di *Urginea* da me studiata, costituita da una ttantina di piante, ho osservato che i biotipi diploidi, ad eccezione di n solo caso (un bulbo proveniente da Caltagirone che ha una lieve

colorazione rosata), si presentano tutti a bulbo bianco, mentre i biotipi tetraploidi sono tutti a bulbo rosso, tranne i bulbi raccolti nei pressi di Formia, che hanno scaglie bianco-verdastre.

Le piante triploidi si presentano a bulbo rosso assai meno intenso degradante al rosato, e l'unico esemplare esaploide ha bulbo rosso-violaceo. La differenza di colore del bulbo si valuta molto bene soprattutto quando la pianta è in riposo, perchè quando comincia a vegetare il colore rosso delle scaglie esterne si affievolisce, mentre quelle più interne nella parte basale diventano verdi; nei bulbi bianchi le scaglie esterne possono diventare anche leggermente rosate mentre quelle interne diventano verdi, ed è per questo che i bulbi sono detti bianco-verdastri. In questa fase in cui le antocianine del bulbo rosso diminuiscono, è naturale che si verifichi un avvicinamento nell'aspetto dei due tipi di bulbo tanto da potersi osservare un lento graduale passaggio dal bulbo rosso scuro a quello bianco verdastro, e ciò renda difficile e a volte addirittura impossibile lo stabilire se un determinato esemplare appartenga ad una categoria piuttosto che ad un'altra.

Oltre al colore devono essere presi in considerazione anche la forma e la grossezza del bulbo. Questi due caratteri sono ritenuti importanti da alcuni sistematici, che hanno studiato la specie. Il bulbo può essere ovoidale o globoso: ho osservato che generalmente i bulbi rossi sono più ovoidali, a volte perfino piriformi, di quelli bianco-verdastri che sono di forma più globosa. Tutto ciò appare evidente se osserviamo esemplari adulti a bulbo di una certa grossezza, ma se esaminiamo piante giovani a bulbo piccolo notiamo che questo ha quasi sempre forma ovoidale, anche se poi crescendo diverrà sferico.

Raggiunta una determinata grossezza, che si aggira su un diametro di circa cm. 10-14, molti bulbi, sia rossi che bianchi, si dividono in due o tre bulbi di identica grandezza che da principio rimangono circondati dalle primitive squame del vecchio bulbo, ma poi in un secondo tempo acquistano vita autonoma rimanendo per un po' accostati tra loro con le pareti vicine piuttosto appiattite.

Il carattere grossezza, importante per la descrizione della specie, può essere stato causa di errori per alcuni sistematici, quando le loro diagnosi si sono basate su troppo pochi esemplari (vedi STEINHEIL 1836, pag. 279, 10° rigo), che possono non essere stati raccolti nel periodo di maturità della pianta, ossia quando ancora il bulbo non aveva raggiunto le sue dimensioni definitive. Infatti TÄCKHOLM e DRAR descrivendo i bulbi della *Urginea maritima* e della varietà *Pancration* notano che anche quest'ultima in particolari condizioni, può presentare bulbi di

entica grossezza a quelli della specie tipica, contrastando così con anto riteneva lo STEINHEIL stesso.

Osservando le foglie abbiamo notato che tanto la lunghezza come la rghezza possono essere molto diverse, sia nello stesso esemplare (in alche caso la lunghezza può variare anche di cm. 10 nelle sole foglie terne), sia in esemplari differenti, dove naturalmente il fenomeno è ù evidente. Si tratta inoltre di due caratteri, che non possono essere coppiati stabilmente; infatti possiamo trovare piante a foglie lunghe arghe, a foglie lunghe e strette, a foglie corte e larghe, a foglie corte strette.

La popolazione esaminata riguardo a questi due caratteri non si ò dividere in gruppi ben definiti. Infatti nei biotipi, diploidi, triploidi etraploidi, lasciando da parte l'unico esemplare esaploide, vi possono sere foglie lunghe fino a un massimo di circa cm. 45, corte fino ad un nimo di circa cm. 30, foglie larghe fino ad anche cm. 9 e strette fino circa cm. 5. La larghezza è stata misurata nella zona più espansa lla lamina fogliare adulta; alla base dove è guainante la foglia si rettisce notevolmente arrivando in certi casi anche a meno di cm. 1,50.

Anche il colore può subire delle lievi modificazioni da esemplare a emplare; vicino a piante a foglie verdi-glauche osserviamo piante a glie verdi intenso.

Il portamento delle foglie può variare; infatti in alcuni gruppi piante (ad es. quelle raccolte nell'isola di Montecristo e nell'isola Pantelleria) le parti basali strettamente inguainate le une alle altre scono ad innalzarsi dal terreno formando una specie di fusto, che a ca cm. 20 di altezza si apre a ventaglio allontanando improvvisamen- le foglie. Altre invece, e sono le più numerose, portano le foglie molto anse sul terreno, con il tipico aspetto a rosetta; e tra queste due ca- gorie estreme si verificano una serie di tipi intermedi che collegano ue gruppi.

Come già il BATTAGLIA in un suo precedente lavoro (1957*c*), ho preso considerazione diversi caratteri dell'infiorescenza (colore e lunghez- e del fiore (tepali e loro aspetto, stami, stilo, ovario, pedicelli e ttee). Dall'accurato esame della popolazione di *Urginea maritima* mia disposizione è risultata una concordanza perfetta con quanto va già osservato il BATTAGLIA e per un confronto degli «elementi ferenziali più importanti dei due biotipi diploide e tetraploide» posso andare al prospetto fatto da questo A. (pag. 267).

Ho notato che di tutti i caratteri esaminati il meno variabile è la vatura dorsale del tepalo, che nei diploidi è tutta o almeno in gran

parte antocianica, nei tetraploidi è concolore e visibile, perchè giall verdastra, solo nella parte apicale del tepalo. Invece la quantità antocianine nello scapo infiorescenziale, benchè sia minore nei bioti diploidi (di colore generalmente verdastro) rispetto ai tetraploidi (colore rosso-violaceo) non è costante, ed osservando l'intera popolazio ci si rende conto come possa verificarsi una graduale modificazione esemplare a esemplare, realizzandosi così molti stadi intermedi tra qu lo a scapo verde a quello a scapo rosso violaceo intenso. Anche per qu sto carattere quindi si ripete lo stesso fenomeno, già segnalato per colore del bulbo, e ciò è abbastanza logico trattandosi di caratteri mo fologici che verosimilmente dipendono da una stessa gene.

I biotipi triploidi che ho esaminato presentano tutti i tepali con nervatura dorsale concolore, caratteristica, come abbiamo detto, tetraploidi, e lo scapo infiorescenziale verde leggermente violaceo, co invece si osserva nei diploidi. Comunque gli esemplari triploidi di dispongo sono ancora troppo pochi per potere generalizzare queste servazioni. Mancano del tutto i dati sugli esaploidi, avendo per ora disposizione una sola pianta.

In base a questi caratteri dell'infiorescenza e del fiore, per quan alcuni di essi non concordino con la descrizione fatta dallo STEINHE (1836), (ad esempio il colore delle antere che secondo l'A. nella *Squi Pancration* sono bleu verdastre, mentre nei nostri esemplari sono se pre giallo verdastri) si sarebbe tentati, come già il BATTAGLIA (195 ha suggerito, di attribuire i nostri reperti diploidi alla varietà *Panc tion*. Tale varietà viene però completamente ignorata da JORDAN e FO REAU (1869-70) che invece descrivono molto dettagliatamente una *Squi littoralis* Jord. e Fourr. il cui habitat è secondo gli AA. la Sicilia che ha molti caratteri in comune con gli esemplari diploidi della nost popolazione. Infatti tale specie ha «perigoni albidi laciniis ovalib subacutis, nervo centrali apice et extus praesertim purpurescente.. anthera oblonga viridula...., scapo cylindrico, procero, viridulo...., bul breviter ovoideo, tunicis albido-griseis vel viriduli superne irregulari imbricatis obtecto».

Va però ricordato che JORDAN e FOURREAU, oltre a questa specie si liana ne descrivono un'altra: la *Squilla insularis* Jord. e Fourr. de Corsica, che ha molti caratteri comuni con la precedente, tra l'al presenta bulbo bianco verdastro, ma ne differisce per la nervatura d sale del tepalo «virescente».

Oltre a queste due specie a bulbo bianco JORDAN e FOURREAU desc

o anche la *Squilla numidica* Jord. e Fourr. e la *Squilla sphaeroidea* d. e Fourr. ambedue a bulbo rosso, caratteristiche dell'Algeria.

Queste quattro specie sono, insieme alla *Squilla Pancration* Steinh ıcate anche dal Baker (1873), che revisionando tutto il genere *Urgi-*, le riunisce nella *Urginea maritima* Bak.

Il Richter nella sua Flora europea (1890) nell'ambito dell'*Urginea ritima* caratteristica della regione mediterranea, riporta tre delle va-à sopraelencate: I la *Pancration* (Steinh.) endemica di Malta, II la *ılaris* (Jord. e Fourr.) endemica della Corsica, III la *littoralis* (Jord. ourr.) endemica della Sicilia. Le stesse varietà vengono citate anche Ascherson e Graebner (1905-1907).

Nella Flora Corsa il Briquet (1910) accenna al fatto che le forme l'*Urginea maritima* trovate in Corsica sono state riportate alle due ietà: *Pancration* (Steinh.) e *insularis* (Jord. e Fourr.), ma aggiun-che: «pour autant que nous pouvons en juger d'après les matériaux erbier, nous y verrions à peine des sous-variétés».

Mentre il Rouy nella Flora della Francia (1910) accenna ad un'uni-varietà che si trova ad Ajaccio: la *insularis* (Nob.) sinonima non solo a *insularis* (Jord. e Fourr.), ma anche della *littoralis* (Richt.) Essen-quest'ultima sinonima della *littoralis* (Jord. e Fourr.) è evidente che Rouy riteneva identiche le due varietà *insularis* e *littoralis*, che effet-mente, come abbiamo già detto, hanno molti caratteri in comune.

Va ricordato infine che, mentre il Fiori e Paoletti nell'Appendice a loro Flora d'Italia (1908) riportano le tre varietà (*Pancration, in-ris, littoralis*) dell'*Urginea maritima* Bak., il Fiori (1923-25) non enna più a queste varietà limitandosi a considerare solo la specie ti-, come del resto avevano fatto altri AA. precedenti (Boissier 1884 e NSCHLER 1912) e AA. più recenti (Post 1932-33 e Hayek 1933), per i li l'*Urginea maritima* Bak. ha sempre bulbo rosso.

Täckholm e Drar nella Flora dell'Egitto (1954), vicino all'*Urginea ritima* tipica il cui habitat oltre all'Africa settentrionale comprende l'altro Malta, la Corsica e la Sicilia, descrivono la var. *Pancratium* einh.) (2) anch'essa caratteristica dell'Africa settentrionale, della Si-a e di Malta, che, secondo gli AA., differisce dal tipo solo per i carat-della capsula. Così infatti si esprimono Täckholm e Drar: «cap-larger than in type, more cylindrical, 9-19 mm. long, 6-7 mm. broad, nded and apiculate at the apex», mentre per la specie tipica dicono:

(2) Già Durand e Baratte (1910) e Pampanini (1931) la chiamavano *Pancratium* e che *Pancration*.

« capsule 6 mm. long and broad with rounded edges and emargina apex ».

Questi caratteri della capsula, a cui nessun altro A. precedente cenna, neppure lo STEINHEIL che è il creatore della *Squilla Pancratii* mi sono sembrati molto interessanti, soprattutto perchè finora la tass nomia di questa specie si è basata solo su caratteri assai mutevoli, esempio le colorazioni antocianiche dei bulbi, degli scapi infiorescenzi e della nervatura dei tepali che sono evidenti alleli mendeliani, oppu anche sulla larghezza e sulla lunghezza delle foglie, che abbiamo vis variare da esemplare ad esemplare, e sulla grossezza dei bulbi, che inv a maturità abbiamo osservato essere press'a poco uguale per tutte le pia te studiate.

Purtroppo non tutti gli esemplari coltivati nell'Orto Botanico han maturato i frutti, alcuni anzi sono risultati completamente sterili (ad i triploidi), ed è questo un problema che cercherò di chiarire in segu con lo studio dei relativi stadi meiotici. Le piante però che sono riusc a fruttificare hanno presentato tutte delle capsule che per dimensio forma ed aspetto dell'apice rientravano secondo gli AA. precedenti ne *Urginea maritima* Bak. var. *Pancration* (Steinh.). Così rispetto a qu sto carattere la popolazione a mia disposizione si è presentata omogen così per lo meno è stato per le piante che hanno fruttificato, e dovrei c cludere con TÄCKHOLM e DRAR che i diversi biotipi di qualsiasi pro nienza siano, appartengono tutti alla var. *Pancration*.

Tale opinione è quindi in netto contrasto con quella sopra espost per la quale ritenevamo attribuibile alla varietà *Pancration* solo i bi tipi diploidi.

Accettando con riserva questo nuovo punto di vista, dobbiamo pe ammettere che molte osservazioni fatte in precedenza sarebbero valid

Come abbiamo già detto, si spiegherebbe la variabilità di certi c ratteri che abbiamo notato nella nostra popolazione: ad esempio il col re diverso dei bulbi che secondo TÄCKHOLM e DRAR possono essere nel varietà *Pancration* « with light or dark red tunics », confermando questo caso l'osservazione dello STEINHEIL, che accennava nell'ambi della sua *Squilla Pancration* a piante a « bulbo rufo » e a piante a « bu bo pallido ». Ma anche nell'*Urginea maritima* tipica secondo i precede AA. vi possono essere bulbi « with white or red tunics running into ma intermediate colours ». Quindi se il colore del bulbo non può essere co siderato un carattere chiave per il riconoscimento di una varietà, n soltanto di una forma, sembrerebbe logico che di conseguenza, tratta

osi di caratteri legati probabilmente ad una stessa gene, non avesse dal unto di vista sistematico nessuna importanza l'aspetto più o meno ntocianico della nervatura dorsale dei tepali e degli scapi infiorescen- ali, che abbiamo visto mutare frequentemente nei nostri esemplari.

D'altra parte per TÄCKHOLM e DRAR, come è già stato detto, non ha nportanza diagnostica neanche la grossezza del bulbo che può essere nche identica nella specie tipica e nella varietà contrariamente a quan- riteneva lo STEINHEIL, che riconosceva la sua *Squilla Pancration* dal bulbo dimidio minore » nei confronti del « bulbo maximo » della *Squil- maritima*; nè ha importanza per gli AA. precedenti la lunghezza del- foglie, molto variabili da esemplare ad esemplare, che invece per lo TEINHEIL costituiva un carattere fondamentale per il riconoscimento vendo la *Squilla Pancration* « foliis minoribus » in confronto alle « foliis aximis » della *Squilla maritima*.

Da quanto abbiamo detto è evidente che il problema non è stato an- ra risolto, e ritengo che sia possibile la sua risoluzione solo estenden- , come già il BATTAGLIA aveva detto, le osservazioni su esemplari pro- nienti da Malta, per confrontarli con quelli studiati dallo STEINHEIL, lla Corsica, per vedere se realmente vi sono le due varietà : *Pancration insularis*, dall'Africa settentrionale, dove secondo DURAND e BARATTE 910), PAMPANINI (1931) e TÄCKHOLM e DRAR si trova la specie tipica e varietà *Pancration*. Solo dopo questo confronto saremo in grado di mprendere se effettivamente i caratteri riguardanti la capsula siano i ù sicuri dal punto di vista diagnostico sottospecifico, e solo allora po- emmo concludere se i biotipi italiani siano tutti appartenenti alla va- età *Pancration* o se in parte anche alla specie tipica.

BIBLIOGRAFIA

CHERSON und GRAEBNER P., 1905-1907. — *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora*. Leip- zig.

KER J. G., 1873. — *Revision of Genera and Species of Scilleae and Chlorogaleae*. Journ. Linn. Soc. Bot., **13**: 209-292.

TTAGLIA E., 1957*a*. — *Filogenesi del cariotipo nel genere Urginea. I-III: U. maritima (L.) Baker, U. fugax (Moris) Steinh.* Caryologia, **9**: 234-273.

1957*b*. — *Urginea maritima (L.) Baker: Biotipi 2n, 3n, 4n, 6n e loro distribuzione geografica*. Caryologia, **9**: 293-314.

—, 1957c. — *Ricerche citotassonomiche nel genere Urginea: Urginea maritima (L. Baker e Urginea Maura Maire.* Caryologia, **10**: 244-275.

Boissier E., 1884. — *Flora orientalis.* Vol. V. Genevae et Basileae.

Briquet J., 1910. — *Prodrome de la Flore Corse.* Tome I. Lyon.

Durand E. et Barratte G., 1910. — *Florae Libycae Prodomus.* Genève.

Fiori A., 1923-1925. — *Nuova Flora Analitica d'Italia.* Firenze.

Fiori A. e Paoletti G., 1908. — *Flora Analitica d'Italia.* Vol. VI. Padova.

Flückiger, 1877. — *An easter holiday in Liguria.*

Gismondi A., 1950. — *Prospetto della flora ligustica.* Genova.

Giuffrida C., 1950. — *Mutazioni genomatiche in Urginea maritima Bak.* Caryologia, 113-125.

Hayek A., 1933. — *Prodromus Florae Peninsulae Balcanicae.* 3 Band: *Monocotyledoneae* Berlin.

Jordan A. et Fourreau J., 1869-1870. — *Icones ad floram europae.* Tomus II. Parisi

Maratti G. F., 1822. — *Flora romana.* Tomo I. Romae.

Martinoli G., 1949. — *Ricerche citotassonomiche sui generi Urginea e Scilla della flo sarda.* Caryologia, **1**: 329-357.

Maugini E., 1953. — *Nuovi reperti di biotipi diploidi di Urginea maritima Bak. (Lil ceae).* Caryologia, **5**: 249-252.

—, 1956. — *Contributo alla citogenetica di Urginea maritima Bak. (Liliaceae).* Cary logia, **9**: 174-176.

Mauri E., 1818. — *Florae Romanae prodromus.* Romae.

Muschler R., 1912. — *A manual Flora of Egypt.* Vol. I. Berlin.

Pampanini E., 1931. — *Prodromo della Flora Cirenaica.* Forlì.

Penzig O., 1902. — *Flore coloriée de poche du littoral méditerranéen de Gênes à Barc lone y compris la Corse.* Paris.

Pirotta P. E., *Flora romana* in: Abbate E., 1894. — *Guida della Provincia di Roma.* Roma.

Post G. E., 1932-1933. — *Flora of Syria, Palestina and Sinai.* Vol. II. Beirut.

Richter K., 1890. — *Plantae europeae.* Tomus I. Leipzig.

Rouy G., 1910. — *Flore de France.* Tome XII. Paris.

Sanguinetti P., 1864. — *Florae romanae prodromus. Romae.*

Steinheil A., 1834. — *Matériaux pour servir à la Flore de Barbarie. III article. N sur le genre Urginea nouvellement formé dans la famille des Liliacées.* Ann. Sci Nat., II Ser., Tome I: 321-332.

—, 1836. — *Quelques observations relatives aux genres Scilla et Urginea. Deux gen à établir dans la famille des Liliacées et description d'une espèce nouvelle.* An Scien. Nat., II serie, Tome VI: 272-286.

Täckholm V. and Drar M., 1954. — *Flora of Egypt.* Vol. III. Cairo.

SUMMARY

This cytological research has revealed new diploid biotypes of *Urginea maritima* ker in Sicily, Calabria, North Campania, Puglie (near Bari and Gargano); triploid types in the island of Elba; tetraploid biotypes in the island of Montecristo, Gian-ri, in South Lazio and Puglie; and an esaploid biotype, new for the italian penin-a, in the island of Giannutri.

The cyto-geographical distribution of this species has been mapped on the italian insula, using all the known data on this species.

In addition some morphological taxonomic observations have been made on this cies, in particular concerning some fundamental characters of bulb, leaves, inflo-cences and fruits. Most probably the characters of the fruits, which were first noted Täckholm and Drar (1954), might have a remarkable importance for the taxonomy *Urginea maritima,* allowing the distinction of the typical species from the var. *ncration* (Steinh.). Further studies on this species are needed for a complete solution this problem.

RIASSUNTO

L'A. ha segnalato nuovi biotipi diploidi di *Urginea maritima* Baker in Sicilia, in abria, nella Campania settentrionale, nelle Puglie presso Bari e nel Gargano; bio-triploidi nell'isola d'Elba; biotipi tetraploidi nell'isola di Montecristo, di Giannutri, Lazio meridionale e nelle Puglie; un biotipo esaploide nell'isola di Giannutri, del to nuovo per la Penisola Italiana.

È stata costruita una carta d'Italia da cui appare chiaramente la distribuzione -geografica della specie in base ai dati finora conosciuti, ed è stata sottolineata la essità di estendere le ricerche citologiche in zone in cui i reperti sono ancora scarsi ddirittura mancanti.

L'A. ha inoltre fatto delle osservazioni morfologiche e tassonomiche sulla specie in stione, studiando accuratamente alcuni caratteri fondamentali del bulbo, delle fo-, delle infiorescenze e dei frutti. Sono soprattutto i caratteri delle capsule che, se-lati per la prima volta da Täckholm e Drar (1954), potrebbero avere grande impor-za per la tassonomia dell'*Urginea maritima,* permettendo così la distinzione della cie tipica dalla var. *Pancration* (Steinh.), che finora si distingue in base a caratteri to variabili da esemplare ad esemplare.

Il problema è ancora insoluto, ma soltanto estendendo le ricerche in tal senso si ra di arrivare alla sua risoluzione.

F. M. GEROLA, F. CRISTOFORI e G. DASSÙ

RICERCHE SULLO SVILUPPO DEI CLOROPLASTI DI PISELLO (*PISUM SATIVUM* L.).

I: Sviluppo dei cloroplasti in piantine cresciute in condizioni di normale alternarsi di luce e di buio. *

(con Tavole I-XI)

In redazione: il 12 ottobre 19

Sebbene l'esame al microscopio elettronico (ME) di sezioni ultr sottili di cellule abbia permesso di approfondire notevolmente le nost conoscenze sulla infrastruttura di taluni dei più importanti costituen cellulari, numerose questioni fondamentali rimangono ancora contr verse. Una di queste è quella che si riferisce all'evoluzione morfologic che accompagna la genesi e la differenziazione dei cloroplasti; ed i pun di più rilevante interesse, nella relativa discussione, sono forse quel che riguardano il problema del significato e persino della stessa esisten del « grano primario » (« Primärgranum » di PERNER e STRUGGER, « den core » di LEYON, « prolamellar body » di HODGE), come pure il problem dell'origine tanto delle lamelle, quanto dei « grani secondari ».

Vi sono Autori (LEYON; STRUGGER e PERNER; BÖING; PERNER; MÜ LETHALER; STRUGGER; STUBBE e WETTSTEIN; WETTSTEIN) i quali rite gono che il grano primario sia una struttura fondamentale fin dall'in zio dello sviluppo dei plastidi e che la genesi dei procloroplasti va ricondotta al deposito di sostanza stromatica (MÜHLETHALER) attor ad una masserella scura al ME, identificabile con il grano primario. S condo le concezioni più spinte, il grano primario continuerebbe ad esse necessariamente al centro di tutta l'evoluzione del plastidio: giacch non solo la moltiplicazione dei plastidi sarebbe, di necessità, semp preceduta dalla suddivisione del grano primario, ma anche le struttu lamellari del cloroplasto inizierebbero sempre a differenziarsi da ques vero e proprio centro plastidiale. Secondo altre concezioni, per cont

* Lavoro eseguito nell'Istituto Botanico dell'Università di Milano. Fotografie es guite presso il Centro di Microscopia Elettronica del Politecnico di Milano.

HEITZ; CAPORALI; BUVAT; MENKE) un grano primario, nel senso di entro regolatore di tutta l'attività morfogenetica del cloroplasto, non isterebbe mai; ed è invece alla membrana del plastidio che sarebbe da ttribuire importanza preminente nei processi che conducono alla comarsa delle lamelle. Non mancano ipotesi, per dir così conciliative HODGE *et al.*; HODGE), secondo le quali si formerebbe bensì nei cloroplasti un grano primario («prolamellar body») da cui si dipartirebbero uccessivamente le lamelle, ma queste potrebbero originarsi anche in odo del tutto indipendente, per attività della membrana plastidiale.

Non meno viva è la discussione sul modo col quale le lamelle si orinano e si differenziano. Secondo alcuni (HODGE *et al.*; HODGE; BUVAT) sse deriverebbero dal confluire e dall'ordinarsi di singole vescicole; seondo altri (LEFORT; BUVAT) dall'introflettersi della membrana interna el plastidio, oppure (WETTSTEIN; STUBBE e WETTSTEIN) almeno in un econdo tempo dall'ispessirsi e successivo suddividersi di lamelle preesienti.

È ovvio che, incerte essendo ancora le nostre idee su questi punti ondamentali, anche più oscure siano quelle sull'origine delle strutture ie i più ritengono successive alla formazione delle lamelle stromatiche, uali i grani «secondari».

Il presente lavoro è stato eseguito con l'intento di portare un contriuto al chiarimento di questi problemi. Esso contiene i risultati di una erie di osservazioni, fatte al ME ed esposte per sommi capi in Note recedenti (GEROLA *et al.*; GEROLA) su sezioni di foglie di Pisello (*Pium sativum* var. Alaska), nelle quali abbiamo cercato di seguire l'evolersi dei cloroplasti, a partire dalle giovani bozze dei meristemi apicali. er meglio apprezzare i fatti, e per meglio fondare la loro interpretaone, le osservazioni sono state effettuate comparativamente su materale cresciuto in serra illuminata, oppure in camera buia, dunque su lastidi che, mentre si sviluppavano, inverdivano regolarmente oppure no.

Nell'un caso e nell'altro ci siamo serviti di giovani piantine la cui escita era giunta allo sviluppo del terzo internodio; ed abbiamo esteso nostre osservazioni a piantine che, dapprima tenute al buio, giunte al rzo internodio venivano portate alla luce, in modo da poter seguire asso passo la trasformazione dei cloroplasti «eziolati» in plastidi verdi.

In questa Nota intendiamo riferire le osservazioni compiute sulle antine di Pisello tenute fin dall'inizio in naturale alternativa di buio di luce, rimandando ad una Nota successiva l'esposizione degli studi tti su piante eziolate e che, già essendo eziolate, inverdivano.

Materiale e metodi

Il materiale (piccoli pezzetti di apice caulinare e di foglioline progressivamente più differenziate) è stato prelevato, al binoculare, mediante lancetta bagnata in soluzione di acido osmico all'1%, tamponata a pH 7,2, secondo quanto suggerito da Palade; e quindi lasciato in fissatore, in frigorifero, per tempi variabili da 2 a 17 ore.

Dopo normale disidratazione attraverso la serie degli alcoli, i pezzetti sono stati inclusi in miscela di metacrilati (8 p. di butilmetacrilato + 2 p. di metilmetacrilato). La polimerizzazione di questi è stata effettuata in presenza di benzoilperossido all'1,5%, come catalizzatore per 48 ore a 60° C. Per evitare lesioni ai pezzetti inclusi e la formazione di bolle in seguito al processo di polimerizzazione, è sempre stata effettuata una prepolimerizzazione mediante polveri di polimero di metacrilati.

Le sezioni ultrasottili sono state effettuate con ultramicrotomo Philips; le osservazioni e le fotografie sono state eseguite con microscopio elettronico Philips 100 MV.

Osservazioni

Nella zona dei meristemi apicali i plastidi (proplastidi) sono talmente simili ai mitocondri che, ad ingrandimenti non elevati, la distinzione tra questi due differenti tipi di organiti cellulari riesce difficile. I procloroplasti, tuttavia, si possono riconoscere (fig. 1) per la grandezza leggermente superiore, per una maggior quantità di sostanza stromatica, opaca al ME, per l'assenza di creste e, molto precocemente, per la presenza di poche esili lamelle (fig. 2) che, da una parte, appaiono unite alla membrana interna del proplastidio e, dall'altra parte, si vedono spingersi profondamente nell'interno del plastidio stesso. La differenziazione di queste lamine sembra talora preceduta da un fugacissimo stadio (figg. 1 e 2) di esilissime vescicole disposte in catenelle.

Nella medesima zona del meristema apicale si trovano anche cellule leggermente più adulte (figg. 3, 5, 6), riconoscibili per la minor ricchezza di granuli citoplasmatici di Palade e per la membrana ispessita. In esse i procloroplasti sono assai meglio identificabili e molto più grandi dei mitocondri. L'incremento volumetrico che si è verificato in questi plastidi, peraltro, non sembra accompagnato, sino a questo mo

nento, da un proporzionale aumento di sostanza stromatica rilevabile l ME, cosicchè, nelle sezioni, essi appaiono internamente più chiari. All'accrescimento di volume si accompagna invece una ulteriore differenziazione delle strutture plastidiali, tanto che le formazioni lamellari, già riconoscibili nei giovanissimi proplastidi, sono ora molto più sviluppate ed evidenti. La loro origine appare chiaramente riferibile ad una ntroflessione della membrana interna del plastidio (fig. 4).

Possono comparire per la prima volta a questo stadio, nel proclorolasto che possiede una evidente doppia membrana, granulazioni di mido, di dimensioni sempre piuttosto limitate e avvolte da un sottissimo straterello, opaco al ME, ritenuto da alcuni autori (LEFORT) una seudomembrana. Questi granuli, distribuiti apparentemente senza orine nella sostanza stromatica, risultano quasi sempre in rapporti di tretta vicinanza con il sistema di lamelle che sta differenziandosi figg. 3, 5, 6) e che tende sia ad estendersi a tutto il proplastidio, sia ad umentare, in ognuno dei suoi strati, il numero delle lamelle, in modo a dar origine a quelli che possono considerarsi gli abbozzi dei futuri rani (1).

Non è ben chiaro come avvenga questa continua crescita in lunhezza e in numero del sistema lamellare. Sembra talora di poter attriuire importanza preminente alla fusione di singole vescicole, ordinamente disposte (figg. 5, 6, 7). Con il progredire del suo sviluppo, tutto proplastidio viene ad essere interessato dalle lamelle, che sono ravvinate in strati compatti e che cominciano a presentare qua e là dei grai, costituiti da numerosi dischi strettamente appressati (fig. 8).

Non sempre, peraltro, in questo stadio dell'evoluzione del proplaidio e della differenziazione dei grani le lamelle appaiono così strettaente ravvicinate. Con frequenza forse maggiore, anzi, i primi grani si rmano da esili lamelle ripiegate o da vescicole molto rigonfiate (figg. 9, , 13); e non sempre, inoltre, essi sono uniti fin dall'inizio da lamelle romatiche (figg. 10, 15). Ordinariamente, anzi, le lamelle stromatiche mbrano formarsi in un secondo tempo, come risultato della ordinata sione di piccole vescicole regolarmente disposte, in file, tra i grani g. 15). Quale sia il significato di questi due così diversi andamenti del

(1) I termini « strati » e « lamelle » sono qui usati nel senso di WETTSTEIN, che nsidera lo « strato » (Schicht) come fatto di più « lamelle » parallele e più o meno pressate, in modo da costituire una struttura composita. Così, nella fig. 7, il plastidio esenta due strati, ognuno comprendente più lamelle.

processo di differenziazione del plastidio, ed in quale rapporto essi stiano non è possibile dire.

Successivamente, la struttura del proplastidio diviene più complessa e ordinata. Lamelle e grani infatti tendono ad accentuare la loro regolare disposizione in strati («layers» degli autori inglesi, «couches» di quelli francesi) che, nelle sezioni, sono in numero limitato, da 4 a 7. Essi decorrono più o meno paralleli fra loro e all'asse maggiore del plastidio e sono costituiti da grani i cui dischi sono notevolmente rigonfiati, e che tendono a collegarsi — tra grano e grano — mediante lamelle stromatiche che in corso di differenziazione (figg. 10, 15, 16). I proplastidi, intanto, conservano la capacità di dividersi. Quanto ora abbiamo detto, sul momento relativo di genesi dei grani e delle lamelle, ha valore puramente descrittivo della nostra documentazione fotografica; non riteniamo tuttavia che quest'ultima sia sufficiente nè a dimostrare che le lamelle si differenzino solo successivamente ai grani, nè che questi si formino solo da preesistenti lamelle.

S'è detto che la formazione delle lamelle stromatiche e dei dischi dei grani appare spesso preceduta da uno stadio «vescicolare». Non sempre, tuttavia, delle catenelle di vescicole sono riconoscibili prima della formazione di una nuova lamina; cosicché non si può escludere l'idea di alcuni (STUBBE e WETTSTEIN; WETTSTEIN; LEFORT) che, cioè, un aumento del numero delle lamine possa essere ottenuto anche per suddivisione di quelle preesistenti; processo, peraltro, che non abbiamo mai potuto osservare. Si deve comunque ammettere che l'origine delle vescicole, delle lamelle e dei dischi dei grani rimane una questione apertissima ed alla quale occorrerà dedicare ancora gran copia di minuziose osservazioni e di attenti confronti. La sola conclusione che sembra sufficientemente documentata dalle immagini che riproduciamo è forse che vescicole, lamelle e dischi, in una parola il sistema lamellare (e le strutture intermedie che lo precedono) del cloroplasto si differenziano indipendentemente dalla esistenza di strutture del tipo del grano primario, del corpo prolamellare o del «dense core» (la cui comparsa noi non possiamo confermare, quando, almeno, il plastidio si differenzia in maniera regolare); sembra invece che alla genesi delle strutture lamellari sia interessata, in modo più o meno diretto, la membrana interna del proplastidio.

L'ulteriore sviluppo dei proplastidi è caratterizzato da una diminuzione dello stato di rigonfiamento dei grani e dall'accentuarsi di alcuni processi già in atto, quale il sempre più regolare addensamento dei sistemi grano-lamellari in strati disposti lungo l'asse maggiore del plastidio, in modo da presentare, nella sezione, 6 o 7 striscie opache al ME (fig. 14).

esta fase di sviluppo, durante la quale il proplastidio può continuare lividersi (fig. 12), è propria delle foglioline molto giovani, con cellule che di citoplasma e nelle quali la vacuolizzazione è ancora scarsa.

Quando, nelle foglioline verdi, l'accrescimento per distensione è già bastanza progredito, le cellule posseggono un solo grande vacuolo cen-le (fig. 17), il loro citoplasma forma uno strato parietale abbastanza tile ed in esso sono immersi tutti gli altri organuli cellulari. Nei clo-lasti, sono evidenti da 6 a 8 strati scuri, costituiti dalle lamelle stro-tiche che congiungono i grani (figg. 17 e 18). Pur essendo ormai la liolina di un bel verde, i cloroplasti hanno caratteri molto giovanili; strati sono assai irregolari, i grani comprendono un modesto numero dischi i quali possono persino essere tuttora un po' rigonfi, le lamelle omatiche non sono sempre bene riconoscibili, ecc. È da rilevare che, ntre nei proplastidi a grani rigonfiati i granuli di amido sono sempre senti, in questi giovani cloroplasti essi mancano completamente, men-sono spesso presenti dei globuli opachi al ME (figg. 19, 20, 21).

Lo sviluppo dei cloroplasti si completa con il semplice incremento merico e l'appiattimento dei dischi dei grani e con la disposizione più linata delle lamelle stromatiche congiungenti i dischi, fino a quando comparsa di granuli di amido non determini, nell'interno del plastidio, entuate deformazioni di queste strutture.

Discussione

Abbiamo detto come uno dei punti più controversi, nei confronti la evoluzione del proplastidio a cloroplasto, sia quello che riguarda istenza e l'eventuale importanza del « grano primario ». Da una parte, atti, numerosi Autori, per lo più svizzeri e tedeschi (Leyon; Strugger 'erner; Böing; Perner; Mühlethaler; Strugger) sono convinti so-nitori della presenza generale del grano primario e della sua impor-za tanto come centro genetico, quanto come centro organizzatore di ta la successiva differenziazione del procloroplasto; dall'altra Heitz Menke, come anche la maggior parte degli Autori francesi (Lance; porali; Buvat) considerano il grano primario come una formazione , se presente, deve riguardarsi come secondaria e non primaria, priva tanto di ogni valore genetico e organizzativo. Altri Autori infine odge *et al.*; Hodge), pur non esprimendosi sulla continuità genetica grano primario, ritengono che la differenziazione del sistema lamel-

lare del plastidio tragga la sua origine da quella particolare struttu che essi chiamano « prolamellar body ».

Su questo punto così fondamentale, e sulle altre questioni tuttora discussione ed alle quali abbiamo accennato nella parte introduttiva, nostro intendimento soffermarci più diffusamente dopo di aver descritt in una Nota successiva, l'evoluzione dei plastidi nelle piante eziolate Pisello e nelle piantine che, cresciute in un primo tempo al buio ed e sendo pertanto eziolate, sono state portate alla luce e, così, poste in co dizioni di inverdire. Ci sembra tuttavia che le osservazioni che abbian ora riferito, e che riguardano lo sviluppo dei cloroplasti in condizio normali, offrano già un apporto di qualche utilità al chiarimento d problema.

Le osservazioni che noi abbiamo compiuto sono molto numeros esse sono state eseguite molto spesso su sezioni fatte in serie a partir dai meristemi apicali e da quelli delle giovani bozze fogliari; ciò non stante, noi non siamo mai riusciti a vedere nei giovanissimi procloro plasti alcun grano primario, nè mai abbiamo constatato la formazio di nuovi procloroplasti per il depositarsi di sostanza stromatica attor a masserelle scure al ME. Su questo punto i nostri reperti si avvicinan maggiormente a quelli degli Autori francesi, giacchè anche noi abbiam constatato una notevolissima rassomiglianza morfologica tra mitoco dri e proplastidi delle cellule tuttora allo stato meristematico o, c munque, ai primissimi inizi della differenziazione. Se da ciò sia lecit concludere che mitocondri e plastidi hanno origine comune, è questio che esorbita da quelle di cui intendiamo qui occuparci e che, in ogn modo, ci trova molto riservati. Noi solo osserviamo che la somiglianz d'aspetto non è assoluta e che per l'insieme di taluni caratteri, quali l maggior quantità di sostanza stromatica, il più grande volume, l'assenz di un sistema di creste e la presenza di isolate introflessioni nella mem brana o, talora, di esilissime e fugaci vescicole, i procloroplasti, di so lito, sono abbastanza bene riconoscibili dai mitocondri. L'accenno a ta caratteri, comunque, ci preme non tanto per prender parte alla discus sione sulla comune o sulla diversa origine dei mitocondri e dei plastid quanto perchè noi abbiamo tratto l'impressione che la precocissima pre senza nei proplastidi di tali piccole vescicole, non solo sia un loro di stintivo nei confronti dei mitocondri ma, soprattutto ed in quanto pre corre la comparsa delle lamelle, sia un particolare di fondamental importanza dal punto di vista dei meccanismi che portano alla diffe renziazione del cloroplasto. È anche importante precisare che tali ve scicole si formano per l'introflettersi della membrana interna del pla

idio, e che, dunque, è dall'attività della membrana che, più o meno rettamente sembra doversi ricondurre la genesi del sistema lamellare. 'affermazione, evidentemente, implica il rigetto dell'idea che attribuie all'attività del grano primario l'origine delle lamelle. Ripetiamo, altronde, che noi siamo molto in dubbio non solo sull'attività, ma ll'esistenza stessa del grano primario; e che fondiamo tale dubbio sul tto che noi abbiamo seguito passo passo l'evolversi del plastidio — in ndizioni normali — fino al suo completo inverdimento ed alla sua differenziazione finale, senza che mai il grano primario, o alcunchè che gli a riferibile, abbia fatto la sua comparsa.

Un altro problema, non meno controverso di quello che si riferisce l'esistenza, o meno, del grano primario, cui è strettamente connesso al quale, per questo motivo, già abbiamo fatto cenno, riguarda l'orine delle lamelle stromatiche e dei dischi dei grani. Abbiamo detto come nostre osservazioni c'inducano ad attribuire preminente importanza, lla genesi di queste strutture, alla membrana plastidiale interna. Abamo detto altresì che la partecipazione della membrana alla costruone del sistema lamellare è «più o meno diretta»; spieghiamo tale serva chiarendo che le immagini ottenute al ME prospettano la possilità che la formazione delle lamelle rappresenti il risultato del conrso di due procedimenti. Introflettendosi sempre più profondamente, membrana darebbe direttamente origine a lamelle più o meno estese; a tali introflessioni sembra possano frequentemente chiudersi e staccrsi sotto forma di vescicole che, poi, ordinandosi e fondendosi tra loro con le più profonde introflessioni, contribuiscono alla formazione del- lamelle; risultato cui la membrana partecipa, così, anche indirettaente.

Conclusioni

In conclusione, ci sembra che le idee dai vari Autori sostenute, nei uardi della genesi e della differenziazione delle strutture plastidiali, ssano essere modificate, soprattutto per quanto riguarda le prime i di sviluppo, secondo il seguente schema riassuntivo, che va inteso ido per la regolare evoluzione alla luce dei cloroplasti di Pisello.

1. Inizialmente, i procloroplasti hanno dimensioni di poco superiori uelle dei mitocondri, sono delimitati, al pari di questi, da una doppia

membrana, e posseggono nella sostanza stromatica alcune esilissime la mellette o vescicole, prodotte dalla membrana plastidiale interna (fig. 1

2. A questo fugacissimo stadio, rilevabile nella zona meristematic dell'apice caulinare o delle bozze fogliari, ne subentra un secondo cara terizzato dal fatto che alcune lamelle — che appaiono in connession con la membrana del plastidio — vanno acquistando progressiva ev denza (fig. 2).

3. Anche il secondo stadio è molto labile, ed esso pure è proprio sol di cellule ancora molto ricche di plasma; più tardi, il procloroplast subisce un sensibile incremento di volume ed in esso compaiono per l prima volta uno o più granuli di amido, attorniati da un esile strat rello opaco al ME (figg. 3, 4, 5, 6). Il sistema di lamelle, appena abbo zato negli stadi precedenti, diviene ora molto più distinto. Si forman gli abbozzi dei grani. Il sistema di lamelle si accresce sia direttamente per invaginazione della membrana interna del plastidio, sia in mod mediato per fusione di vescicole, pure prodotte dalla membrana pla stidiale.

4. Il sistema di lamelle si estende rapidamente, cosicchè tutto proplastidio viene ad essere progressivamente occupato da lamelle molt esili che, agli opposti poli, sono in connessione con la membrana interna del plastidio, e da grani costituiti da pile di dischi rigonfi, talora d aspetto vescicolare (figg. 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16).

Altre volte, ma meno frequentemente, il sistema di lamelle che s estende a tutto il plastidio forma alcuni strati oscuri più compat (figg. 7, 8), ed i grani sono costituiti da dischi non rigonfi e fortement appiattiti. Questo stadio di sviluppo è proprio delle foglioline più gio vani ma già verdi; l'ulteriore sviluppo di siffatti procloroplasti no appare però chiaro. Va rilevato come il numero degli strati non si eguale a quello che si trova nei procloroplasti più maturi. Strutture d questo tipo, già da noi descritte in precedenti Note (GEROLA *et al.*; GE ROLA), sono state osservate, del tutto recentemente, anche da LEFOR nelle cellule meristematiche del Pomodoro, ma nemmeno questo Autor ha potuto chiarire l'andamento del loro ulteriore sviluppo.

5. Lo stato di rigonfiamento dei grani va progressivamente regre dendo. A questo stadio, sono numerosi i proplastidi che presentan strozzature mediane, le quali attestano come essi siano sempre capac di dividersi (fig. 12).

6. Il proplastidio previene così ad uno stadio che potremmo definir

« giovane cloroplasto ». Per lo più scompare l'amido, gli strati diventano molto più evidenti, i dischi dei grani si appiattiscono ulteriormente (figg. 17, 18, 19, 20, 21).

7. Aumenta, nei grani, il numero dei dischi; aumenta pure il numero dei grani stessi e a mutare l'aspetto sin qui abbastanza ordinato, del cloroplasto, contribuisce la ricomparsa di granuli di amido, che alterano il regolare decorso degli strati.

Questo schema si scosta da quelli proposti da altri Autori, soprattutto nelle prime fasi di sviluppo. La differenza più significativa è quella che riguarda la mancanza del grano primario, organizzatore fondamentale per la genesi del plastidio, per la formazione delle lamelle, e perfino per la possibilità di divisione del procloroplasto. Una maggior corrispondenza esiste invece, tra il nostro e gli altrui schemi, per quanto riguarda le successive fasi di sviluppo del proplastidio e specialmente del giovane cloroplasto.

BIBLIOGRAFIA

BÖING J., 1955. — *Vitaluntersuchungen über die Kontinuität der Granastruktur in den Chloroplasten von Helodea densa.* Protoplasma, **45**: 55-72.

CUVAT R., 1958. — *Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'Elodea canadensis.* Ann. Sc. Nat. Bot., **19**: 121-161.

GAPORALI L., 1956. — *Infrastructure et évolution des plastes du méristème radiculaire de Lens culinaris L.* C. R. Ac. Sc., **246**: 1263-1265.

GEROLA F. M., 1959. — *Azione della luce sullo sviluppo e la differenziazione dei plastidi di Pisello.* Nuovo Giorn. Bot. It., n. s., **66**.

GEROLA F. M., CRISTOFORI F. e DASSÙ G., 1959. — *Sulla differenziazione e sull'infrastruttura dei cloroplasti di Pisello (Pisum sativum).* In corso di stampa.

GIESBRECHT E., 1957. — *Die Struktur der Chondriosomen und Plastiden im Wurzelmeristem von Zea Mais und Vicia Faba.* Zeitschr. f. Naturforsch. **12***b*: 283-286.

HODGE A. J., 1956. — *Effects of the physical environment on some lipoprotein layer systems and observation on their morphogenesis.* J. Biophys. a. Biochem. Cytol., **2**/*II*: 221-227.

HODGE A. J., MC LEAN J. D. and MERCER F. V., 1956. — *A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant cells.* J. Biophys. a. Biochem. Cytol., **2**/*I*: 597-608.

LANCE A., 1957. — *Sur l'infrastructure des cellules apicales de Chrysanthemum segetum L. (Composées).* C. R. Ac. Sc., **245**: 352-355.

LEFORT M., 1957. — *Structure inframicroscopique des chloroplastes de deux types de mu tants chlorophylliens: Xanthia et Viridis.* C. R. Ac. Sc., **245**: 437-440.

—, 1959. — *Etude de quelques mutants chlorophylliens induits chez Lycopersicum escu lentum Mill.* Rev. Cyt. et Biol. Végét., **20**: 1-153.

LEYON H., 1953. — *The structure of chloroplasts. II. The first differentiation on the chlo roplast structure in Vallota and Taraxacum studied by means of electron microscopy.* Exper. Cell Research, **5**: 520-529.

—, 1954. — *The structure of chloroplasts. IV. The development and structure of th Aspidistria chloroplast.* Exper. Cell Research, **7**: 265-273.

—, 1954. — *The structure of chloroplasts. VI. The origin of the chloroplast laminae* Exper. Cell Research, **7**: 609-611.

MENKE W., 1956. — *Zur Entwicklungsgeschichte der Plastiden. I.* Zeitschr. f. Naturforsch. **11b**: 215-216.

—, 1959. — *Zur Entwicklungsgeschichte der Plastiden von Oenothera hookeri und Mor phogenese der Chloroplastenstruktur.* Zeitschr. f. Naturforsch., **14b**: 394-398.

MÜHLETHALER K., 1956. — *Untersuchungen über die Struktur und Entwicklung der Proc plastiden.* Protoplasma, **45**: 264-279.

PALADE G. E., 1952. — *A study of fixation for electron microscopy.* J. Exper. Med., **95** 285-298.

PERNER E. S., 1956. — *Die ontogenetische Entwicklung der Chloroplasten von Chloro phytum comosum. I. Die Persistenz der Primärgranum und seine fragliche Kristall gitter-Struktur im Proplastide.* Zeitschr. f. Naturforsch., **11b**: 560-566.

—, 1956. — *Die ontogenetische Entwicklung der Chloroplasten von Chlorophytum como sum. II. Das Verhalten der Proplastiden bei der Entwicklung zu Jungchloroplasten.* Zeitschr. f. Naturforsch., **11b**: 567-573.

STRUGGER S., 1957. — *Elektronenmikroscopische Beobachtungen an den Proplastiden des Vegetationskegels von Elodea densa.* Protoplasma, **48**: 360-364.

— 1957. — *Elektronenmikroskopische Beobachtungen über die Teilung der Proplastiden im Urmeristem der Wurzelspitze von Allium cepa.* Zeitschr. f. Naturforsch., **12b**: 280-283.

STRUGGER S. und PERNER E., 1955. — *Beobachtungen zur Frage der ontogenetischen Ent wicklung der somatischen Chloroplasten.* Protoplasma, **46**: 711-742.

STUBBE W. und WETTSTEIN V. D., 1955. — *Zur Struktur erblich verschiedener Chloroplasten von Oenothera.* Protoplasma, **45**: 241-250.

WETTSTEIN V. D., 1954. — *Formwechsel und Teilung der Chromatophoren von Fucus ve siculosus.* Zeitschr. f. Naturforsch., **9b**: 476-481.

—, 1957. — *Genetics and the submicroscopic cytology of plastids.* Hereditas, **43**: 303-317.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-XI [1]

Per tutte le figure valgono le seguenti abbreviazioni: membrana cellulare (mc), asmodesmi (pl), membrana ectoplasmica (me), invaginazioni della membrana ectoplasica (i), membrana endoplasmica (mi) attorniante il vacuolo (va), formazioni ergastoplasmiche (e), dictiosomi (d), mitocondri (m), proplastidi e plastidi (p), invaginazioni della membrana plastidiale (ip), lamelle dei plastidi (l), grani dei plastidi (gr), vescicole , granuli di amido (a), nucleo (n), membrana nucleare (mn), cromocentri o addensamenti di cromatina (cr), nucleolo (nu).

Tavola I

Fig. 1 — Particolari di cellule della zona meristematica dell'apice del fusto. Nel oplasma, privo di vacuoli, i granuli di Palade sono molto addensati e uniformemente tribuiti (43.000 ×).

Fig. 2 — Particolari di cellule in uno stadio leggermente più differenziato, come ò desumersi dalla iniziale presenza di qualche vacuolo. Il citoplasma, peraltro, è ancora olto ricco di granuli di Palade (39.000 ×).

Tavola II

Fig. 3 — Particolari di cellule a livello, press'a poco, delle prime bozze fogliari. Il oplasma è ancora abbondante e ricco di granuli di Palade. Sono evidenti alcuni tratti membrana ectoplasmica, addossati alla membrana pecto-cellulosica, talora con invaiazioni (i). Anche la membrana interna del plastidio presenta invaginazioni (freccia). 5.000 ×).

Fig. 4 — Medesime cellule e medesimo proplastidio della sezione precedente. Sono denti le connessioni tra il sistema di lamelle del plastidio e la membrana interna pladiale (frecce) (74.000 ×).

Tavola III

Fig. 5 — Porzioni di cellule al medesimo stadio di differenziazione citoplasmatica lle precedenti. Sono chiaramente visibili alcune formazioni ergastoplasmiche (e) e un asmodesma (pl) verso l'alto (62.000 ×).

Fig. 6 — Cellula, sempre della medesima zona della parte apicale del fusto, ma con oplastidio in uno stadio leggermente più avanzato (62.000 ×).

---

(1) I particolari strutturali dei plastidi sono discussi nel testo.

TAVOLA IV

Figg. 7 e 8 — Porzioni di cellule delle prime bozze fogliari, con citoplasma ancor molto ricco di granuli di Palade. I vacuoli, tuttavia, sono ora più sviluppati e delimitat da una membranella ialoplasmica (mi). Fig. 7 (47.500 ×); Fig. 8 (47.000 ×).

TAVOLA V

Fig. 9 — Porzione di cellula di giovanissima fogliolina, con citoplasma un po' meno ricco di granuli di Palade e nel quale sono numerose le differenziazioni ergastoplasmiche (e) Nel proplastidio si trovano i primi abbozzi di grani (gr) (50.000 ×).

Fig. 10 — Cellule ancora di foglioline molto giovani. Il citoplasma appare particolarmente ricco di granulazioni di Palade in vicinanza della membrana cellulare, mentre verso il centro della cellula (in alto nella figura) si osserva una certa rarefazione nella compattezza citoplasmatica. Evidenti le invaginazioni della membrana plastidiale (frecce), in connessione con il sistema lamellare in via di sviluppo (40.000 ×).

TAVOLA VI

Fig. 11 — Proplastidio in uno stadio di sviluppo leggermente più avanzato di quello della Fig. 9. È tuttora evidente l'attività proliferativa della membrana plastidiale (ip). Anche nell'interno del proplastidio sono omogeneamente diffuse numerose granulazioni del tutto identiche ai granuli citoplasmatici di Palade (54.000 ×).

Fig. 12 — Proplastidio in divisione in una cellula di fogliolina molto giovane, con citoplasma che presenta una accentuata rarefazione di granulazioni di Palade verso il centro della cellula (in alto nella figura), ove sono invece evidenti alcune differenziazioni ergastoplasmiche (e) (42.000 ×).

TAVOLA VII

Fig. 13 — Proplastidio di una giovanissima fogliolina, in una cellula ormai abbastanza evoluta. Le granulazioni di Palade sono ora molto meno addensate. Sono visibili due dictiosomi, uno sezionato longitudinalmente, trasversalmente l'altro (47.000 ×).

Fig. 14 — Porzione di cellula di giovane fogliolina, con un proplastidio in uno stadio analogo a quello della Fig. 12 (50.000 ×).

TAVOLA VIII

Figg. 15 e 16 — Porzioni di cellule di giovani foglioline, con proplastidi provvisti di grani notevolmente rigonfi (gr) e numerose vescicole (v) regolarmente ordinate. Nel plastidio della Fig. 15 sono ormai visibili 4 strati estesi a tutto il proplastidio e un quinto strato (in alto) in formazione. Fig. 15 (67.000 ×); Fig. 16 (47.000 ×).

TAVOLA IX

Fig. 17 — Cellule di foglioline giovani ma la cui crescita per distensione è abbastanza anzata. Il citoplasma, ancora ricco di granulazioni di Palade, è già ridotto ad uno ato addossato alla membrana cellulare (10.000 ×).

TAVOLA X

Fig. 18 — Giovani cloroplasti di foglioline lunghe circa 1 cm., spostati contro membrana del vacuolo formatosi al centro della cellula. Il citoplasma è ormai tutto riferico, ma ancora ben provvisto di granuli di Palade (47.000 ×).

TAVOLA XI

Fig. 19 — Cloroplasto di giovane foglia, già di colore verde (57.000 ×).

Figg. 20 e 21 — Particolari del precedente cloroplasto, illustranti meglio la strut-ra dei grani, nei quali le due lamelle scure periferiche (frecce) sono spesse circa la tà delle lamelle scure più centrali. Fig. 20 (75.000 ×); Fig. 21 (65.000 ×).

RIASSUNTO

In piantine di Pisello (*Pisum sativum* var. Alaska) coltivate in condizioni di natu-e alternarsi di luce diurna ed oscurità notturna, è stato seguito l'evolversi dei cloro-asti a partire dalle più giovani bozze fogliari dell'apice caulinare. Lo studio, di ca-ttere citologico, è stato fatto al microscopio elettronico. Non è mai stata constatata comparsa di un « Primärgranum » nè di altre strutture ad esso più o meno omolo-ghi (« prolamellar body », « dense core », dei vari Autori), nemmeno negli stadi più precoci di differenziazione del procloroplasto. Il sistema lamellare non si sviluppa, al-meno nel Pisello, da tale centro organizzatore che, quanto meno in questa pianta, è da ritenere inesistente; ma piuttosto, in maniera diretta o attraverso la formazione di vescicole, per introflessione della membrana interna del plastidio.

Di tappa in tappa, viene descritto il progressivo evolversi delle strutture plasti-diali, da quando i procloroplasti sono ancora poco dissimili dai mitocondri fino al rag-giungimento del loro sviluppo finale.

SUMMARY

Studies on the evolution of chloroplasts in the pea plant (Pisum sativum). I. *Evo-lution of chloroplasts in seedlings grown under normal conditions of alternated light and darkness.*

The evolution of chloroplasts has been studied by means of the electron microscop in pea plants (*Pisum sativum* var. Alaska) grown under natural conditions of alternate day-light and night-darkness. In this research work leaves at different growth stage have been studied, beginning from the youngest leaf primordia of shoot apex. Formatio of « Primärgranum » or other corresponding structure (« prolamellar body », « dens core » as observed by various authors), was never observed, even in the earliest stage of differentiation of the prochloroplast. The lamellar structure does not develop, at leas in the pea plants, from this center, which must be considered as non existing. Th lamellae seem, instead, to develop either directly, or through the formation of vesicle from the introflexion of the inner plastid membrane.

The progress of evolution of plastid structures has been described, step by step from the earliest stages, when prochloroplasts are alike to mitochondria, to their com plete growth.

F. M. GEROLA, F. CRISTOFORI e G. DASSÙ

RICERCHE SULLO SVILUPPO DEI CLOROPLASTI DI PISELLO (*PISUM SATIVUM* L.).

II. Sviluppo dei cloroplasti in piantine eziolate e loro modificazioni durante il successivo inverdimento. *

(con Tavole XII-XXXII)

In redazione: il 12 ottobre 1959.

Abbiamo già riferito in Note precedenti (GEROLA *et al.*; GEROLA) nto sugli scopi di questa serie di ricerche, che sono rivolte allo studio alcuni problemi sulla differenziazione dei cloroplasti, quanto sui maiali impiegati e sui metodi seguiti. L'indagine sul normale sviluppo i cloroplasti in piantine cresciute in condizioni di regolare alternarsi luce e di buio, ci ha condotto a conclusioni che se — perciò stesso portano talune sostanziali rettifiche all'interpretazione di altri Au-i (LEYON; STRUGGER e PERNER; BÖING; PERNER; MÜHLETHALER; RUGGER) — riteniamo siano di qualche interesse, abbisognano anche, viamente, di attenti controlli e di ulteriori conferme. Tale appunto è scopo delle ricerche di cui riferiamo in questa Nota e con le quali biamo seguito il decorso evolutivo del plastidio in due particolari sizioni: quando, perchè tenuto al buio, gli è impedito di inverdire nque in piante eziolate) e quando, dopo essersi così sviluppato (indiamo dire al buio), la pianta viene portata alla luce ed il plastidio erdisce.

Si tratta, evidentemente, di situazioni anormali che implicano un n normale andamento nei processi di differenziazione; ma è noto che studio delle anomalie di struttura e dell'irregolare funzionamento nisce spesso indicazioni preziose per la corretta interpretazione delle utture normali e del loro regolare funzionamento.

* Lavoro eseguito nell'Istituto Botanico dell'Università di Milano. Fotografie ese-e presso il Centro di Microscopia Elettronica del Politecnico di Milano.

Osservazioni

Sviluppo dei cloroplasti «eziolati» (1). Nella zona dei meristemi apicali i plastidi (proplastidi) presentano una doppia membrana al pari dei mitocondri, dai quali sono precocemente distinguibili per la maggior grandezza e per la presenza nel loro interno, al posto delle creste (fig. 1), di un certo numero di vescichette che talvolta sono raggruppate a due o a tre in un punto qualsiasi del proplastidio, tal'altra sono ordinate o fuse in esili catenelle (figg. 2, 3, 4, 9). È ovvio che la parola «catenelle» viene usata essenzialmente per indicare la disposizione che queste vescichette mostrano nelle sezioni. Più che di catenelle in senso rigoroso di formazioni filiformi, peraltro, è probabile (o possibile) si tratti di formazioni lamellari, pure di larghezza limitata. In accordo con le osservazioni di altri Autori (Hodge *et al.*; Hodge; Heitz), la loro origine sembra potersi riferire ad introflessioni della membrana plastidiale interna, che poi si distaccano e si spostano nell'interno del proplastidio (figg. 2, 5 e 6).

Mentre aumentano progressivamente di volume, i proplastidi vanno successivamente arricchendosi di sempre nuove vescicole (figg. 5, 6, 7, 8, 9), le quali pure si dispongono in lunghe catenelle (o strati laminari) che attraversano gran parte del plastidio o, spesso, sono più addensate in una zona qualsiasi. L'aspetto dei proplastidi, che intanto continuano a dividersi (fig. 7), si fa così inconfondibile rispetto ai mitocondri, che sono ora molto più piccoli e nei quali le creste si sono fatte chiaramente evidenti (figg. 8 e 10).

È in questo stadio che, nei proplastidi, possono per la prima volta comparire granuli di amido, per lo più di modeste dimensioni (fig. 13), ma non di rado anche talmente grandi da spostare lateralmente il sistema di catenelle di vescicole (fig. 11). Nei proplastidi con piccoli granuli di amido, il numero di vescicole aumenta ora in modo eccezionale; oltre che a disporsi in catenelle, esse tendono a riunirsi in modo da costituire dei cospicui addensamenti (figg. 14, 15, 16, 17, 18, 19). Si formano, in tal modo, delle strutture che noi conveniamo di chiamare «ammassi, corpi, o centri vescicolari», le cui dimensioni aumentano progressiva-

(1) Usiamo tale espressione per comodità di esposizione, convenendo di attribuirle il significato di «cloroplasti che non sono inverditi perchè differenziantisi in piante cresciute al buio».

ente e che, alla fine, appaiono nella sezione come un fitto intreccio di tenelle di piccole vescicole (fig. 19), tra le quali, qua e là, si osservano lle vescicole più grosse e, spesso, numerose granulazioni osmiofile g. 17). Tali corpi vescicolari sembrano corrispondere pienamente a elli che HODGE *et al.* e HODGE hanno osservato nelle foglioline di Mais che hanno chiamato «prolamellar body». Una ulteriore analogia con cloroplasti «eziolati» di Mais si ritrova nelle catenelle di vescicole igg. 16 e 18) che sembrano dipartirsi dall'ammasso vescicolare e che, n andamento *grosso modo* parallelo, attraversano gran parte del pla-idio. Il numero di queste catenelle — nella sezione — non è mai molto to; per lo più se ne differenziano solo 4 o 5, numero che corrisponde a ello degli strati di lamelle e grani che si formano nei procloroplasti antenuti alla luce.

Lo sviluppo, nei proplastidi, di notevoli quantità di amido sembra nitare la produzione di nuove vescicole, tanto da impedire la diffe-nziazione dell'ammasso vescicolare, e da ridurre lo sviluppo delle stesse tenelle di vescicole (figg. 12 e 13). Questi proplastidi, che sembrano rtanto discostarsi strutturalmente da quelli, molto più numerosi, in i compare il corpo vescicolare, hanno notevole somiglianza con i pro-astidi amiliferi descritti per l'apice caulinare di *Lens esculenta* (CA-RALI). L'evoluzione di questi proplastidi amiliferi non sembra tutta-a determinata in modo irreversibile; spesso, infatti, si osservano forme termedie (figg. 13 e 14) tra i tipici procloroplasti «eziolati», con poco nido e grandi ammassi vescicolari, e i proamiloplasti privi di questi mmassi di vescicole e con grossi granuli di amido.

L'evoluzione dei cloroplasti «eziolati» si arresta, nel Pisello, a esto punto, tanto che anche una più prolungata permanenza al buio n determina (o non consente) ulteriori modificazioni della loro strut-ra. Nel Mais, invece, HODGE *et al.* e HODGE hanno rilevato un molto ggiore sviluppo del «prolamellar body» che, col prolungarsi dello curamento, finisce con l'occupare pressochè tutta la massa del pla-dio. Nel Pisello, gli ammassi vescicolari rimangono sempre di volume uttosto limitato rispetto alle dimensioni dei proplastidi, ciò che po-ebbe dipendere dal fatto che nelle piantine eziolate le foglioline, dopo aver raggiunto dimensioni molto limitate, iniziano ben presto a re-edire.

Durante tutte queste successive fasi di sviluppo dei cloroplasti eziolati», i mitocondri non subiscono che modificazioni del tutto li-tate. Il loro «contenuto» rimane infatti piuttosto scarso (o almeno co opaco al ME) e le loro creste rimangono corte (fig. 19).

Inverdimento di plastidi in precedenza «eziolati». L'esposizion alla luce delle piante eziolate determina un rapido inverdimento dell giovani foglioline che, già dopo un'ora di illuminazione solare, presen tano tonalità verdastre. Fissazioni successive delle foglioline di Pisell a brevi intervalli di tempo (dopo mezz'ora, un'ora, due ore, ecc., d esposizione alla luce) ci hanno consentito di seguire la graduale trasfo mazione sia dell'ammasso vescicolare, sia delle catenelle di vescico che da questo si dipartono. L'azione della luce sui cloroplasti «eziolati» di Pisello non determina, come avrebbero osservato alcuni Autori i altre piante (HODGE), la diretta sostituzione della struttura che potrem mo chiamare «vescicolare» o «discontinua», con la struttura «lame lare» o «continua» propria dei cloroplasti verdi. In altre parole, l progressiva riduzione dell'ammasso di vescicole non sembra, come r tiene di aver osservato HODGE, un fenomeno indipendente e soltant parallelo alla sostituzione delle catenelle di vescicole con lamelle opach al ME. Si ha invece una specie di ridistribuzione delle vescicole facen parte del corpo vescicolare, o almeno di parte di esse, ed un loro pr gressivo riordinarsi in catenelle o in strutture laminari (probabilmen nastriformi), in numero di 4 o 5, quanti cioè sono gli strati che si fo meranno in principio nel giovane cloroplasto. Nelle sezioni si osserv infatti, la comparsa come di un gomitolo di vescichette (in realtà gomitolo potrebbe essere costituito non da «fili», bensì da «nastri di vescicole) le cui spire vanno, via via, meglio individuandosi e alla gandosi (figg. 20, 24, 26, 27, 28, 29, 30) finchè, alla fine, non rimane tra cia dell'ammasso di vescicole (figg. 21, 22, 25 e 33).

Contemporaneamente a questa progressiva e ordinata trasform zione del corpo vescicolare, altre modificazioni si iniziano nel plastidi le quali vanno sempre più accentuandosi con il prolungarsi del tem di illuminazione. Con il dipanarsi del centro vescicolare e con la te denza di questo sistema di vescicole ad ordinarsi in catenelle (o lamin parallele, in numero di 4 o 5 e disposte secondo l'asse maggiore del pl stidio, si assiste al progressivo allungarsi delle file, o strati, di vescico che si spingono fin verso la membrana, o addirittura a ridosso di quest a tale risultato può anche contribuire il fatto che le nuove vescicole ch intanto, la membrana interna del plastidio va producendo, tendono a allinearsi e ad unirsi con quelle che provengono dal dipanamento d corpo vescicolare (figg. 20, 22, 24, 25, 27, 28, 33).

Una seconda importante modificazione consiste nella progressiv fusione «laterale» di un numero sempre più elevato di vescicole, ch

ndono a saldarsi fra loro, con la conseguente graduale sostituzione del stema vescicolare con un sistema lamellare (figg. 22, 25, 29).

Una terza modificazione, infine, è collegata alla formazione dei ani. Questi compaiono, nei sistemi vescicolo-lamellari, con l'aspetto iziale di vescicole di maggiori dimensioni, allungate nel senso delle tenelle (o lamine), abbastanza regolarmente distanziate e separate da scicolette più piccole o da tratti di sottili lamelle (figg. 25, 29, 30) e olto simili a quelle che abbiamo già descritto per i cloroplasti di pian- ne che crescono in normali condizioni di illuminazione (GEROLA *et* .). A queste vescichette maggiori si accostano successivamente altre scicole, già inizialmente allungate o che tale forma acquistano perchè ù vescicolette si saldano lateralmente fra loro. Si formano così nuovi schi che determinano il progressivo ingrandimento dei grani (figg. 31 32). È forse degna di rilievo l'osservazione che la formazione di grani ne riconoscibili e poco rigonfi è, non di rado, più precoce in vicinanza lla membrana (figg. 34, 35, 36 e 49).

Il numero degli strati del proplastidio va, intanto, ulteriormente mentando per una specie di proliferazione di nuovi strati a partire i due poli opposti del plastidio. Anche in questi casi sono soprattutto idenți i grani, mentre le lamelle stromatiche tra i grani risaltano eno e sembrano talora persino mancare (figg, 37, 38, 40). Dai 4 o 5 rati originatisi dallo svolgersi delle vescicole del corpo vescicolare, si ssa così ai 7-8 strati dei giovani cloroplasti.

Quasi sempre i grani, che all'inizio sono molto rigonfi, vanno ridu- ndo successivamente questa ipetrofia, mentre la parte di plastidio cupata dal sistema di lamelle e di grani diviene progressivamente aggiore (figg. 41 e 42).

A questo punto (dopo tre giorni di illuminazione diurna) le foglio- ne di pisello sono completamente inverdite. I mitocondri hanno acqui- ato una fisionomia assai diversa da quella osservata nelle prime ore ll'inverdimento (figg. 44 e 53) sia per le maggiori dimensioni, sia per umentata quantità di sostanza fondamentale nel loro interno, sia an- ra, e soprattutto, per il grande sviluppo delle creste (fig. 45).

Lo sviluppo dei plastidi non procede però con uguale ritmo in tutto mesofillo. Nelle cellule situate più profondamente e pertanto meno uminate, e specialmente in prossimità delle nervature, non è raro ovare dei plastidi nei quali l'evoluzione delle strutture è in ritardo gg. 39 e 46). Se il confronto con quanto abbiamo potuto constatare in glie adulte di Tabacco ha valore, è probabile che questi plastidi arre- no a questo punto, definitivamente, la loro differenziazione. Sempre

nelle cellule più prossime alle nervature, sono molto numerosi i mitocondri con lunghe creste (figg. 12 e 50), talora a forma allungata (fig. 43), e molto numerosi sono pure i dictiosomi (figg. 23, 51 e 52) che nelle cellule con plastidi normalmente sviluppati, sono invece osservabili più di rado.

In un certo numero di sezioni di cloroplasti in via d'inverdimento abbiamo osservato una o due formazioni irregolarmente lobate (figg. 44 e 48), delimitate da una doppia membrana e ripiene di minute granulazioni del tutto identiche a quelle del circostante citoplasma. In base a quest'ultimo fatto siamo portati a ritenere che si tratti semplicemente di sezioni di cloroplasti con lobature molto accentuate, tanto da inglobare, in certa maniera, delle porzioni citoplasmatiche.

Discussione

Abbiamo ricordato, nella precedente Nota (Gerola *et al.*), come siano tuttora molto controversi i pareri sulla esistenza, sui caratteri morfologici e sul significato di strutture che, nei giovanissimi proplastidi, sembrano precedere la formazione del sistema di lamine e di grani. A noi sembra che, a parte le probabili differenze specifiche (riguardanti soprattutto, o quanto meno, i particolari), le discordanze di idee e di opinioni derivino dal fatto che, da parte di Autori diversi, sono stati spesso studiati, e poi messi a confronto, proplastidi in stadi assai differenti di sviluppo, e che la confusione che ne è conseguita sia stata aggravata perchè i medesimi termini sono stati talora impiegati per indicare strutture non sempre corrispondenti.

Il semplice confronto delle fotografie riprodotte dai vari Autori è sufficiente ad indicare assai notevoli, e probabilmente assai significative, differenze di età, e quindi di differenziazione, del materiale studiato. Ciò risulta dalla diversa abbondanza di granuli di Palade nel citoplasma, dal diverso grado di dispersione di questi e dalla mancanza oppure presenza di amido nei plastidi. Nè sempre è legittimo il confronto fra cellule situate bensì alla medesima distanza dall'apice, peraltro provenienti da individui cresciuti in ambiente diverso per luminosità, temperatura, ecc., giacchè cellule siffatte possono ovviamente trovarsi in stadi di differenziazione che non si corrispondono. Noi stessi abbiamo osservato uno sviluppo accelerato o ritardato delle tipiche strutture lamellari dei cloroplasti in piante di Tabacco fatte crescere in ambienti diversi; e

pure noto che il numero e la grandezza dei grani dei cloroplasti sono ient'affatto immutabili, anzi largamente reversibili (ABEL).

Il « Primärgranum » a struttura microcristallina osservato da PER-ER e da STRUGGER e PERNER nei procloroplasti di *Chlorophytum,* se, l'altra parte, sembra corrispondere all'analoga formazione trovata da EITZ in *Aspidistria* e in *Erananthum* (1956) e nello stesso *Chlorophy-um* (1954), come pure a quella descritta da LEYON — con la denomina-ione di « dense core » — in *Taraxacum* e in *Aspidistria,* difficilmente uò essere ritenuto analogo al « Primärgranum » lamellare, o minuta-ente vescicolare, osservato da STRUGGER e PERNER in *Helianthus,* od quello, simile ad una massa scura al ME, descritto da STRUGGER per radici di *Allium.* Soltanto l'esame sistematico di cellule apparte-enti all'apice caulinare ed a regioni progressivamente più prossimali — he diano quindi il quadro dei mutamenti morfologici che accompagnano progredire della differenziazione — di individui cresciuti in condi-oni di ambiente controllate, anche se diverse — per consentire i raf-onti — soltanto un tale esame, dicevamo, può fornire utili indicazioni u questo tanto dibattuto problema; ed è appunto quanto noi abbiamo ntato di fare con questa Nota e con quelle precedenti (GEROLA *et al.;* EROLA).

Nelle piantine di Pisello che crescono al buio, e rimangono pertanto iolate, non sembra dubbia l'esistenza, nei procloroplasti giovani, pe-ltro già abbastanza sviluppati, di un « centro plastidiale ». L'afferma-one, così com'è fatta, si presta ad equivoci; noi non intendiamo sot-oscrivere, in questo caso, al concetto di WETTSTEIN secondo il quale « Plastidenzentrum » (o « plastid-center » o « plastid-core ») altro non se non il grano primario. Noi diciamo soltanto che nei procloroplasti eziolati » di Pisello esiste una zona del plastidio ove, in modo prefe-nziale, tende ad accumularsi la maggior parte delle vescicole prodotte alla membrana del plastidio. Ciò che si conclude con la costituzione quello che abbiamo chiamato « ammasso, o centro, o corpo vescico-re ». La differenza consiste in ciò: che, mentre per alcuni Autori il Primärgranum » e le forme ad esso corrispondenti preesisterebbero lo stesso proplastidio — il quale si differenzierebbe per il depositarsi sostanza stromatica chiara tutt'attorno al grano primario, visibile al E come una massa opaca — per noi il « centro plastidiale », almeno me struttura differenziata in un complesso di vescicole, non preesiste plastidio, nè possiede alcuna capacità autoriproduttiva (come sarebbe vece posseduta, secondo alcuni, dal grano primario). La documenta-one fotografica in nostro possesso, infatti, sembra dimostrare che la

sua formazione dipende, per dir così, dall'attività proliferativa della membrana plastidiale interna. Il volume stesso di questo ammasso vescicolare può quindi variare in modo notevole, a seconda della minore o maggiore durata dell'attività proliferativa della membrana; attività che sembra legata, come produzione di vescicole che tendono a riunirsi nel corpo vescicolare, alla mancanza di luce. Noi non abbiamo mai osservato, infatti, un centro plastidiale nei giovanissimi procloroplasti «eziolati», nei quali si trovano solo poche vescicole che tendono a disporsi in catenelle e talora a fondersi; e neppure nei procloroplasti delle piantine di Pisello cresciute in condizioni di normale alternarsi di luce diurna ed oscurità notturna sin dall'inizio, nei quali, per attività della membrana del plastidio, si formano precocemente dei sistemi lamellari (Gerola *et al.;* Gerola) che possono essere preceduti da una fugacissima formazione di esili vescicole in catenelle. Anche Hodge, del resto aveva potuto constatare che un corpo vescicolare («prolamellar body» dall'Autore ritenuto analogo al «Primärgranum») si differenzia in modo evidente nei cloroplasti di foglie di *Mais,* che rimanessero, però eziolate; e che, inoltre, la grandezza che questo corpo vescicolare può raggiungere dipende dal momento in cui la pianta viene esposta alla luce: con la illuminazione delle piantine, infatti, la neoformazione di vescicole cessa anche secondo le osservazioni di Hodge e, dalla membrana del plastidio, vengono differenziate serie successive di lamine.

Noi riteniamo che il corpo vescicolare di Pisello possa corrispondere abbastanza bene, almeno nelle sue tardive fasi di sviluppo, alla struttura descritta da Hodge nelle foglioline eziolate di *Mais* e da Lefort in alcuni mutanti depigmentati di pomodoro; tale corrispondenza è tuttavia limitata al solo aspetto morfologico, e non si estende al significato fisiologico che vari Autori gli hanno attribuito.

Quelle poche vescichette che, negli stadi più precoci di sviluppo dei cloroplasti, tendono a depositarsi in catenelle, sembrano invece corrispondere, con notevole analogia, sia alle strutture rilevate da Heitz (1957) nei procloroplasti di *Vicia,* sia a quelle osservate da Lance in *Chrysanthemum* e da Buvat in *Elodea,* sia persino alle minute vescicole descritte da Strugger e Perner nelle cellule meristematiche di *Helianthus,* e dagli Autori chiamate «Primärgranum», benchè appaiano ben diverse dal «Primärgranum» cristallino osservato da Perner in *Chlorophytum,* da Heitz (1954 e 1956) in *Chlorophytum* e in *Aspidistria,* ecc.

Queste considerazioni, se implicano l'esclusione della continuità genetica del grano primario e la valutazione della sua origine come secondaria, per attività della membrana plastidiale, lasciano tuttavia

erto il problema del significato dell'ammasso vescicolare e delle for-
azioni, ad esso analoghe, presenti nei procloroplasti « eziolati ».

La maggior parte degli Autori che hanno constatato la comparsa
un gran primario, o di formazioni ad esso morfologicamente analo-
e, durante lo sviluppo dei cloroplasti, attribuisce al grano primario
lore predominante anche nella differenziazione delle loro strutture
mellari. Di parere diverso sono, ovviamente, quanti negano l'esistenza
l grano primario e attribuiscono l'origine della struttura lamellare
la membrana del plastidio (LANCE; BUVAT). Un'ipotesi conciliante si
ò dire sia quella di HODGE, secondo il quale alla formazione delle la-
elle plastidiali contribuirebbero tanto il « prolamellar body » quanto
membrana. Meno chiare, a tale riguardo, sembrano le idee di MENKE
quali del resto, a nostro parere, non appaiono sufficientemente suffra-
te da documentazioni convincenti. Secondo MENKE, comunque, già nei
oplastidi delle cellule meristematiche esisterebbe, *ab initio*, una strut-
ra stratificata che poi, nei cloroplasti più adulti, assumerebbe mag-
or contrasto.

Quanto a noi, la documentazione di cui siamo in possesso ci induce
attribuire alla membrana plastidiale un'importanza del tutto premi-
nte, se non esclusiva, nella differenziazione delle strutture vescicolari
i procloroplasti « eziolati » e delle prime strutture lamellari dei pro-
oroplasti delle piantine cresciute normalmente alla luce e regolar-
ente inverdite. L'origine del corpo vescicolare infatti, come abbiamo
à descritto, appare legata all'addensamento di vescicole prodotte dalla
embrana interna del plastidio. D'altronde, quando le foglioline si svi-
ppano fin dapprincipio alla luce, non si forma affatto, nei loro pro-
oroplasti, un corpo vescicolare, ciò che ne sembra escludere la conti-
uità e la necessità per lo sviluppo delle lamelle. L'inverdimento dei
oroplasti « eziolati », inoltre, non sembra sia accompagnato da una
rticolare attività « direttiva » del centro vescicolare. La luce, infatti,
mbra solo provocare un processo di risoluzione dell'informe massa di
scicole, vale a dire l'ordinarsi di queste in modo da costituire dappri-
a una struttura a gomitolo e poi, con l'allontanamento delle spire di
esto, un complesso di strutture che, in sezione, appaiono lineari e il
i orientamento è, *grosso modo*, parallelo all'asse maggiore del plasti-
o. La mancanza di luce sembra soprattutto inibire la confluenza delle
scicole proplastidiali in strutture lamellari, cosicchè il centro plasti-
ale potrebbe essere semplicemente interpretato come il risultato di un
ormale addensamento delle vescicole prodotte dalla membrana, nelle
n normali condizioni in cui il plastidio si evolve.

Con la smobilitazione del centro vescicolare, e il regolare dislocamento delle vescicole nell'interno del proplastidio, s'inizia la sostituzione della struttura vescicolare con quella lamellare. Tale processo, che nella sua parte finale appare consistere in un allineamento e saldatura laterale di vescicole, appare soprattutto pronunciato dove è destinato a concludersi con la formazione dei grani. Nei proplastidi nei quali per essere situati profondamente nel mesofillo, in prossimità delle nervature, avviene una molto più rallentata differenziazione, si osserva sovente che, per un certo tempo, rimane una apparente discontinuità di strutture, per l'assenza delle lamelle stromatiche tra grano e grano.

Alcune osservazioni da noi compiute sui proplastidi della zona apicale del germoglio eziolato di Pisello hanno permesso, tra l'altro, di porre in rilievo una specie di incompatibilità tra i processi che portano all'aberrante sviluppo di procloroplasti « eziolati » e che sono caratterizzati dalla comparsa del corpo vescicolare, e quelli che si osservano in proplastidi in cui l'amido viene sintetizzato in notevoli quantità. La formazione di amido, in misura tale da occupare gran parte del plastidio, sembra addirittura incompatibile con l'attività della membrana nella continua produzione delle vescicole che concorrono a formare il corpo vescicolare. Se, come sembra, questi « proplastidi ad amido » altro non sono che proamiloplasti, si deve concludere che la loro differenziazione, sebbene sia sottratta all'influenza della luce, non implica la formazione del corpo vescicolare, che compare invece nei procloroplasti « eziolati ».

Conclusioni riassuntive

Da quanto abbiamo esposto in questa Nota e in quelle precedenti (Gerola *et al.*; Gerola), lo sviluppo dei cloroplasti « eziolati » e, rispettivamente, di quelli esposti alla luce già allo stadio di giovani proplastidi oppure di plastidi più adulti, potrebbe essere schematizzato con questa successione di fasi:

1. Nei primissimi stadi di sviluppo, i procloroplasti delle piantine eziolate sono simili a quelli delle piante illuminate. Essi hanno notevole somiglianza con i mitocondri (Nota I, fig. 1), dai quali si distinguono per la grandezza leggermente superiore, per una maggior ricchezza di sostanza stromatica, opaca al ME, per l'assenza di creste (poco evidenti d'altro lato anche nei mitocondri) e per la presenza di piccole e esili vescicole che tendono a disporsi o a confluire in file.

2. Nelle piantine illuminate le vescicole fanno rapidissima transi-one (talora sembrano persino assenti) ad uno stadio caratterizzato lla comparsa di formazioni filamentose o laminari (Nota I, fig. 2), e divengono più evidenti — e meglio dimostrano i loro rapporti con membrana plastidiale interna — quando, sempre precocemente, il oplastidio aumenta di volume. Nei procloroplasti «eziolati», per ntro, le lamelle non si formano, se non talora e in modo solo parziale igg. 2, 3, 4) e le vescichette che la membrana continua a produrre si spongono dapprima regolarmente in catenelle e poi in un «ammasso, centro, o corpo vescicolare» (figg. 5-9; 13-19).

3. Granulazioni di amido cominciano a comparire nei procloroplasti e abbiano raggiunto un abbastanza considerevole volume. A questo oposito si constata un diverso comportamento in due tipi di propla-idi; nell'uno dei quali la formazione di granuli di amido è assai mo-sta e continua è invece la produzione di vescicole da parte della mem-ana, ciò che conduce abbastanza rapidamente alla costituzione del rpo vescicolare; mentre il secondo tipo si caratterizza per la produ-one più abbondante di grossi granuli di amido e il concomitante arre-o della produzione di vescicole (fig. 11). La diversa formazione dei due pi di proplastidi sembra corrispondere all'orientamento fin d'ora di-rso della loro ulteriore differenziazione, nel senso che i primi sono stinati (o lo sarebbero se la pianta si sviluppasse alla luce) a divenire oroplasti; gli altri invece amiloplasti.

4. L'esposizione alla luce arresta la formazione di strutture vesci-lari ordinate, quali si formano nei procloroplasti «eziolati»; ne de-va, come dianzi s'è detto, la precoce sostituzione di una struttura «ve-icolare» con una struttura «lamellare». Questa azione della luce, gata secondo vari Autori alla formazione della clorofilla, potrebbe iegare il divario, o addirittura il contrasto, tra i reperti di Autori versi sulla presenza o meno di un grano primario (morfologicamente alogo al corpo vescicolare da noi descritto) nei primissimi stadi di iluppo dei cloroplasti. Qualora la luce non faccia sentire la sua azione rettamente sulle bozze fogliari o sulle primissime foglioline di cui si tende esaminare i fenomeni citologici (perchè protette da altre foglie ù sviluppate e che non sono destinate allo studio) o se la pianta viene antenuta per un certo tempo al buio prima della fissazione — come nno fatto alcuni Autori (PERNER) onde ottenere la riduzione dei gra-li di amido che potevano disturbare l'assetto degli strati dei plasti-

di — appare molto probabile, in base al risultato delle nostre osserva zioni, che, nei procloroplasti più giovani, si trovi già un grano primario che mancherà invece se la luce ha potuto influire precocemente sull'evo luzione dei procloroplasti.

5. L'esposizione alla luce e il conseguente inverdimento dei proclo roplasti « eziolati » determinano la risoluzione del corpo vescicolare ch prende l'aspetto di un gomitolo sempre più lasso e formato da catenell (o nastri) di vescicole da cui, mentre il gomitolo si svolge, si originan i 4 o 5 strati che attraversano longitudinalmente il plastidio (figg. 20 23; 24-30; 33).

6. Si delineano i grani, come vescicole di maggiori dimensioni, i corrispondenza delle quali si accumulano e si fondono in modo prefe renziale le piccole vescichette presenti nel proplastidio (figg. 31-32). questo punto è possibile che, come ritiene WETTSTEIN, nuove lamin possano formarsi nel plastidio per ispessimento e successiva suddivi sione di quelle preesistenti, particolare che peraltro noi non abbiam mai osservato.

7. A questo punto, l'evoluzione del proplastidio « eziolato » che v inverdendo segue le medesime tappe già descritte per i plastidi di fo glioline sviluppatesi in normali condizioni d'illuminazione. Il primo ri sultato è la formazione di 5-7 strati, più o meno paralleli, di grani co dischi rigonfi, tra i quali non sono talora ben evidenti le lamelle stro matiche (fig. 37).

8. Successivamente, gli strati del giovane cloroplasto acquistan maggior evidenza e aumentano di numero, come risultato di process che sembrano avere inizio, verso i poli opposti del plastidio, appunto co la differenziazione di nuovi strati (fig. 38).

9. I dischi dei grani intanto si appiattiscono (fig. 40) e le lamell stromatiche diventano più evidenti. È da rilevare che, in queste fasi, plastidi sono quasi sempre affatto privi di amido.

10. La differenziazione del plastidio si completa con l'estendersi de grani e delle lamelle stromatiche da un polo all'altro del plastidi (figg. 41 e 42). Ricompare l'amido che, spostando lateralmente lamell stromatiche e grani, fa perdere al plastidio il suo aspetto ordinato.

A titolo di semplice corredamento delle osservazioni fatte sui pla stidi, aggiungiamo — peraltro senza approfondirle — alcune notizie s altri organuli cellulari, limitatamente, del resto, alle seguenti poch constatazioni che riguardano mitocondri e dictiosomi. Mentre i cloro

lasti si differenziano, anche i mitocondri modificano la loro struttura. apprima piccoli, con scarso contenuto visibile al ME e provvisti di le piccole creste (figg. 1, 4, 7, 8 e 10), essi acquistano poi assai maggiori dimensioni (figg. 19, 44, 53) e soprattutto producono delle creste otevolmente allungate (figg. 12, 43, 45 e 50).

Il comportamento dei dictiosomi appare alquanto differente nelle arie cellule del mesofillo: numerosi nelle cellule a carattere giovanile ig. 1), essi sembrano ridursi notevolmente in quelle più adulte, riccamente vacuolizzate e con cloroplasti completamente differenziati. Assai cche di dictiosomi bene evidenti sono le cellule parenchimatiche situate prossimità delle nervature (figg. 23, 51, 52), nelle quali la differenazione dei plastidi sembra arrestarsi precocemente (figg. 39, 46).

Fanno anche comparsa con buona frequenza, nelle nostre fotogra-e, le formazioni ergastoplasmiche sulle quali peraltro noi non abbiamo tto particolari osservazioni e di cui nemmeno ci siamo proposti di riodurre la documentazione fotografica. Solo perchè nelle immagini che oi riproduciamo è, qua e là, possibile individuarne diremo che, secondo nostra impressione, le membranelle ergastoplasmiche sono più di freuente ed assai meglio visibili nelle cellule ancora giovani ed i cui plaidi sono ancora in corso di differenziazione e meno, invece, in quelle dulte caratterizzate dalla presenza d'un grande vacuolo centrale e dal ggiungimento dello stadio finale dell'evoluzione delle strutture plaidiali.

BIBLIOGRAFIA (2)

EL B., 1956. — *Ueber die Beeinflussung der Chloroplastenstruktur durch Licht bei Anthirrhinum majus (haploid).* Naturwissensch., **43**: 136-137.

ROLA F. M., CRISTOFORI F. e DASSÙ G., 1959. — *Ricerche sullo sviluppo dei cloroplasti di Pisello (Pisum sativum L.). I. Sviluppo dei cloroplasti in piantine cresciute in condizioni di normale alternarsi di luce e di buio.* Caryologia, **13**: 164-178.

ITZ E., 1954. — *Kristallgitterstruktur des Granum jungen Chloroplasten von Chlorophytum.* Exper. Cell Research, **7**: 606-608.

1956. — *Kristallgitterstruktur in den jungen Chloroplasten einer Dycotiledone (Eranthemum leuconeurum).* Experientia, **12**: 476-477.

(2) Per le citazioni qui mancanti vedasi la Nota precedente.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE XII-XXXII [3]

Per tutte le figure valgono le seguenti abbreviazioni: membrana cellulare (mo spazio intercellulare (si), plasmodesmi (pl), membrana ectoplasmica (me), invagin zioni della membrana ectoplasmica (i), membrana endoplasmica (mi) attorniante il v cuolo (va), formazioni ergastoplasmiche (e), dictiosomi (d), mitocondri (m), proplasti e plastidi (p), membrana plastidiale (mp), vescicole (v), catenelle di vescicole (cv ammasso o corpo vescicolare (av), globuli (gl), granuli di amido (a), nucleo (n), mem brana nucleare (mn), cromocentri o addensamenti di cromatina (cr), nucleolo (nu).

Le figg. 1-11 e 13-19 si riferiscono a piantine di Pisello eziolate; le figg. 12 e 20-51 piantine in precedenza eziolate e in corso di progressivo inverdimento.

Tavola XII

Fig. 1 — Particolare di cellula della parte apicale del fusto. Il citoplasma è molt ricco di granuli di Palade. Sta differenziandosi un vacuolo; dictiosomi e mitocondri sor ormai bene evoluti (70.000 ×).

Figg. 2 e 4 — Particolari di cellule della parte meristematica del fusto. Sono cellu ancora più giovani di quelle della precedente figura, come può desumersi dalla loro pa ticolare ricchezza di granulazioni di Palade. Fig. 2 (47.000 ×), evidenti le invaginazion della membrana; Fig. 4 (80.000 ×).

Fig. 3 — Proplastidio di una cellula più adulta, benchè sempre della zona del tutt apicale del fusto (50.000 ×).

Tavole XIII e XIV

Figg. 5-10 — Particolari di cellule della parte apicale del fusto. Stadi un po' pi differenziati dei precedenti. Fig. 5 (47.000 ×); Fig. 6 (80.000 ×); Fig. 7 (51.000 ×); Fig. (25.000 ×); Fig. 9 (62.000 ×); Fig. 10 (62.000 ×).

Tavola XV

Figg. 11 e 13 — Particolari di cellule delle giovanissime foglioline, con proplastid talora ricchi di amido. Il citoplasma incomincia ad essere bene vacuolizzato. Fig. 1 (46.500 ×); Fig. 13 (47.000 ×).

Fig. 12 — Mitocondrio di cellule parenchimatiche in prossimità della nervatura, i foglioline inverdite (80.000 ×).

---

[3] I particolari strutturali dei plastidi sono discussi nel testo.

TAVOLA XVI

Fig. 14 — Particolari di cellule di foglioline giovanissime (62.000 ×).

Fig. 15 — Proplastidio di foglioline eziolate, giunte al massimo sviluppo (37.000 ×).

TAVOLE XVII, XVIII e XIX

Figg. 16-18 — Particolari di cellule di foglioline eziolate giunte al massimo sviluppo. citoplasma è ancora ricco di granuli di Palade, pur essendo le foglioline ormai giunte massimo sviluppo. Fig. 16 (19.000 ×); Fig. 17 (40.000 ×); Fig. 18 (52.500 ×).

TAVOLA XX

Fig. 19 — Particolare di cellula di fogliolina eziolata, giunta al suo massimo svipo (53.000 ×).

Fig. 20 — Proplastidi di foglioline esposte per alcune ore alla luce (87.000 ×).

TAVOLA XXI

Figg. 21 e 22 — Particolari di cellule come alla Fig. 20; i proplastidi hanno eviti invaginazioni della membrana; Fig. 21 (70.000 ×); Fig. 22 (66.000 ×), proplastidio divisione.

Fig. 23 — Dictiosoma di cellula parenchimatica in prossimità della nervatura, in lioline ormai verdi (100.000 ×).

TAVOLA XXII

Fig. 24 — Proplastidi in foglie esposte per alcune ore alla luce (78.000 ×).

Fig. 25 — Particolare di cellula di fogliolina esposta alla luce per un periodo più go. I granuli di Palade sono meno addensati e si sono già formati alcuni grandi uoli (57.500×).

TAVOLE XXIII, XXIV e XXV

Figg. 26-30 — Come la Fig. 24. Ingrandimenti: Fig. 26 (76.000×); Fig. 27 (60.000 ×); 28 (50.000 ×); Fig. 29 (58.000 ×); Fig. 30 (55.500 ×).

TAVOLA XXV

Fig. 31 — Particolari di cellule di foglioline esposte per maggior tempo alla luce ıali a quelle della Fig. 25) (31.000 ×).

TAVOLA XXVI

Fig. 32 — Proplastidio di cellule mesofillari profonde, di foglioline già verd (85.000 ×).

Fig. 33 — Particolari di cellule, analoghe a quelle della Fig. 25, con un grosso va cuolo che ha spostato citoplasma e proplastidi a ridosso della membrana (39.000 ×).

TAVOLA XXVII

Figg. 34 e 36 — Particolari di proplastidi di foglie in via di inverdimento, co iniziale differenziazione dei grani e con il sistema di lamelle in connessione laterale con la membrana interna del plastidio (frecce). Fig. 34 (40.000 ×); Fig. 36 (81.500 ×).

Fig. 35 — Particolare della Fig. 34, con un grano abbastanza evoluto (80.000 ×).

TAVOLA XXVIII

Figg. 37 e 38 — Stadi successivi di sviluppo di proplastidi di foglioline in via d'in verdimento. È in corso la formazione di strati in cui si riconoscono lamelle e grani Fig. 37 (59.000 ×); Fig. 38 (54.000 ×).

TAVOLA XXIX

Fig. 39 — Proplastidio a sviluppo arretrato, in cellule prossime alla nervatura, di foglioline già verdi (66.000 ×).

Fig. 40 — Particolari della struttura di procloroplasti in cui stanno differenzian dosi gli strati di grani e lamelle, in foglioline in via di inverdimento (80.000 ×).

Fig. 41 — Struttura tipicamente stratificata, con differenziazione di grani e la melle, in un cloroplasto di fogliolina ormai verde (70.000 ×).

TAVOLA XXX

Fig. 42 — Porzione di cloroplasto maturo, con grani e lamelle estese a tutto il plastidio, in foglioline ormai verdi (81.000 ×).

Fig. 43 — Mitocondrio di una cellula situata in prossimità della nervatura, in foglie inverdite (62.000 ×).

Fig. 44 — Mitocondrio tipico di foglioline dopo solo poche ore di esposizione alla luce. Le creste sono ancora poco sviluppate (66.000 ×).

Fig. 45 — Particolari della stessa cellula della Fig. 42. Il citoplasma possiede granuli di Palade distanziati e tra i quali si osservano alcune formazioni ergastoplasmiche. Mitocondri con notevolissimo sviluppo delle creste (66.000 ×).

TAVOLA XXXI

Fig. 46 — Proplastidi a sviluppo arretrato per appartenere a cellule prossime alla vatura, in foglioline già completamente inverdite (47.000 ×).

Fig. 47 — Particolare di cellule di foglioline in via di inverdimento, con un cloroto apparentemente inglobante una porzione di citoplasma (41.000 ×).

Fig. 48 — Particolare di un altro plastidio, al medesimo stadio di sviluppo, indite che la porzione di citoplasma apparentemente inglobata è delimitata dalla doppia mbrana del plastidio (80.000 ×).

TAVOLA XXXII

Fig. 49 — Particolare di proplastidio mostrante la connessione del sistema di lale con la membrana plastidiale (freccia), in cellule di foglie in via di inverdimento .000 ×).

Fig. 50 — Particolare di cellula situata profondamente nel mesofillo, in foglioline npletamente inverdite (75.000 ×).

Fig. 51 — Porzione di cellula in prossimità della nervatura, in foglioline compleente inverdite (39.000 ×).

Fig. 52 — Dictiosoma di cellule come la Fig. 51 (120.000 ×).

Fig. 53 — Mitocondrio di fogliolina in via di inverdimento (66.000 ×).

RIASSUNTO

In continuazione di precedenti ricerche, è stata fatta una serie di osservazioni al roscopio elettronico su apici caulinari e foglioline in successivi stadi di sviluppo Pisello (*Pisus sativum* var. Alaska) in modo da seguire: *a*) il decorso evolutivo dei stidi ai quali, per essere tenuta la pianta al buio, era impedito di inverdire (plastidi iolati »); *b*) le successive modificazioni che in tali plastidi eziolati avvengono quando, portata alla luce, la pianta inverdisce.

Nei procloroplasti eziolati non si differenzia il sistema lamellare; in sua sostituzione, escicole che si formano per introflessione della membrana plastidiale interna si dingono dapprima in catenelle (spesso fondendosi lateralmente) e finiscono per dare ine ad un « ammasso, o centro vescicolare » notevolmente simile alla formazione che edenti Autori hanno indicato con i nomi di « prolamellar body », « dense core » o imärgranum » (sebbene la somiglianza con queste due ultime formazioni sia alquanto ore). Nei proplastidi che orientano la loro differenziazione verso l'organizzazione di loplasti, e si caratterizzano per il precoce accumulo di amido, il corpo vescicolare non

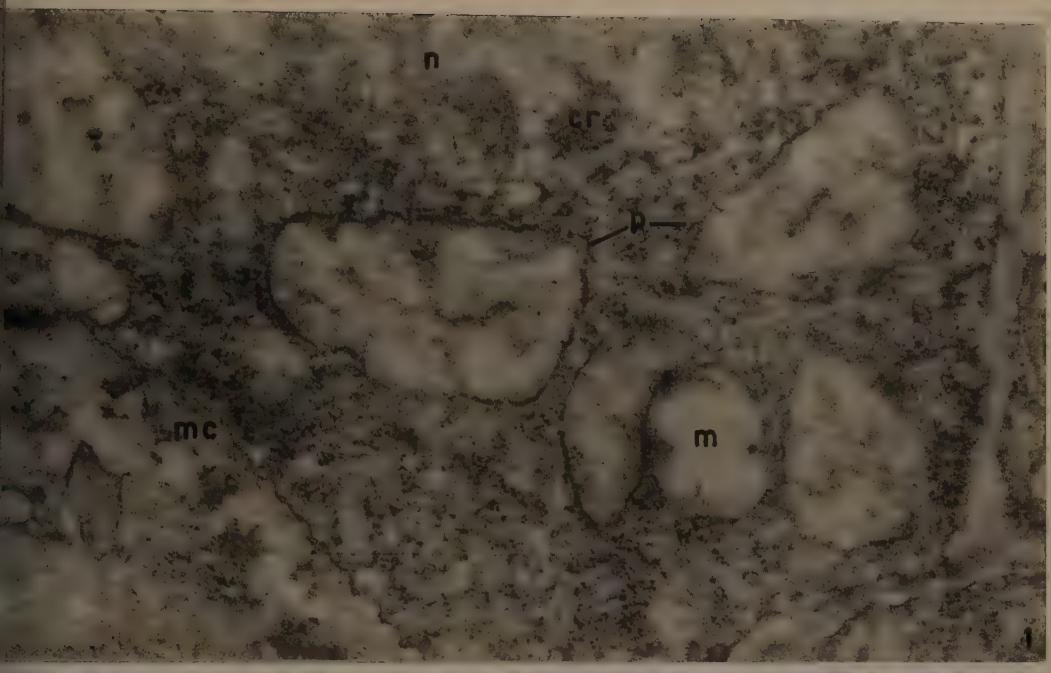
si forma. L'esposizione alla luce arresta, nei cloroplasti eziolati, l'ordinarsi di vescico nel corpo vescicolare e provoca la graduale sostituzione della struttura « vescicolare » con la struttura « lamellare ». Se la luce esercita la sua azione su procloroplasti che si trovano in uno stadio molto precoce di sviluppo (come avviene, in condizioni naturali illuminazione, per le foglioline sufficientemente esterne della gemma) la formazione d sistema lamellare ha inizio, nel proplastidio, così precocemente da non aversi più comparsa, nemmeno parziale, dell'ammasso vescicolare. Quando, invece, l'azione del luce si esercita su cloroplasti eziolati che si trovino in più tardive fasi di sviluppo, corpo vescicolare già in essi formatosi si risolve in un gomitolo sempre più lasso di v scicole che vanno disponendosi in strati paralleli. Con la sostituzione finale degli str di vescicole con strati di lamelle e di grani, la struttura dei cloroplasti in precedenz eziolati ridiviene identica a quella dei cloroplasti il cui sviluppo si è svolto sotto l'azio della luce sin dagli stadi più precoci. In condizioni normali d'illuminazione, e se differenziazione del cloroplasto decorre in maniera normale, di conseguenza, il « cor vescicolare » non compare affatto; ancora in condizioni naturali, esso può tuttavia co parire — ma la sua presenza è peraltro fugace — nei plastidi la cui differenziazione sottratta, in un primo periodo, all'azione della luce, come può avvenire in tessuti situa profondamente nella gemma. In ogni caso, ed in questo senso, la formazione del « cor vescicolare » sembra doversi considerare come un fenomeno anomalo conseguente all'a damento non regolare della differenziazione del cloroplasto.

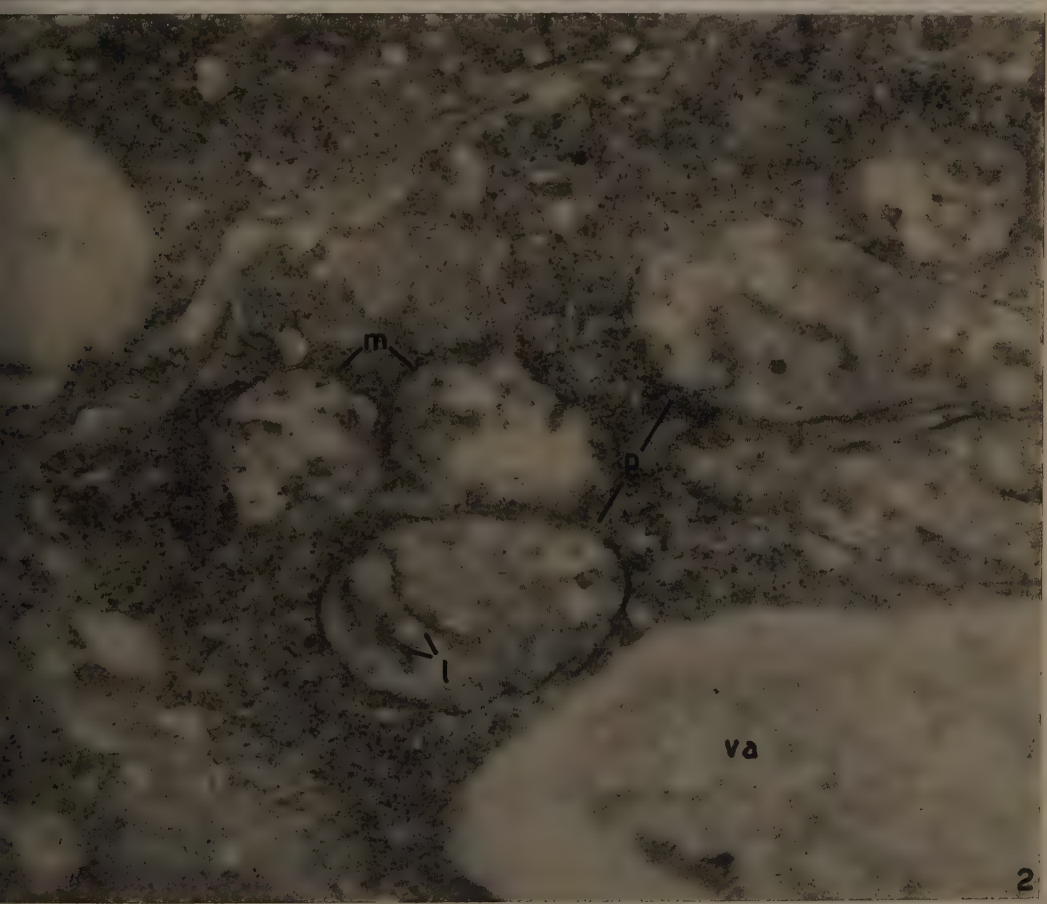
SUMMARY

Studies on the evolution of chloroplasts in the pea plant (Pisum sativum). II. *Evolution of chloroplasts in young etiolated plants and their modifications after exposure plants to light.*

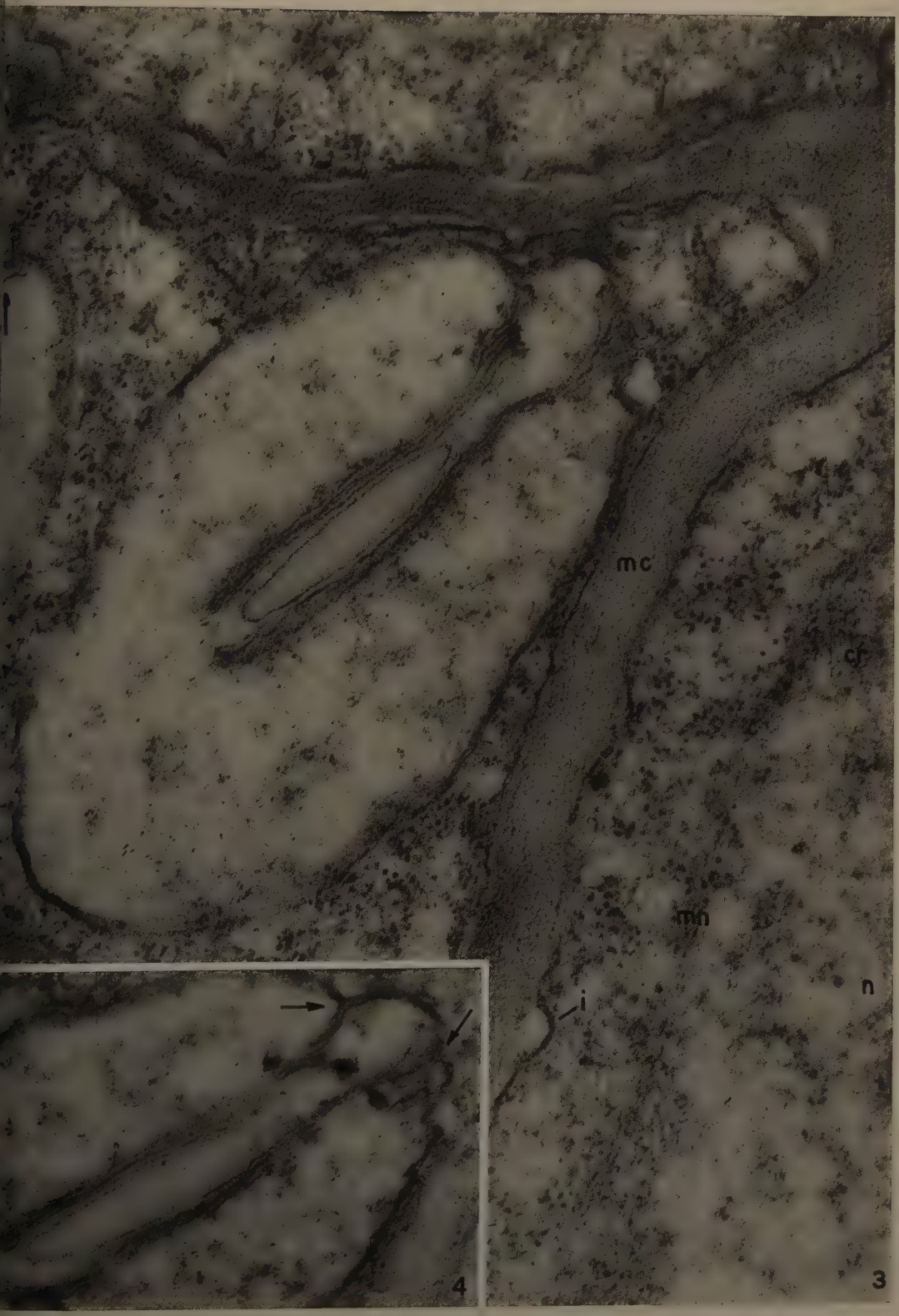
Prosecuting previous research work, *a*) the evolution of plastids in etiolated plan (« etiolated plastids ») and *b*) the modifications the etiolated plastids undergo when t plants becomes green under the action of light, have been studied at the electr microscope, on the shoot apex and leaflets at various growth stages of pea plants (*sum sativum* var. Alaska). In the etiolated prochloroplasts no lamellar system develo but many vesicles, formed by introflexion of the inner plastid membrane, set first small chains and then accumulate to form a « vesicular body », or « center ». This very similar to the « prolamellar body », or « dense core », or « Primärgranum » observ by other Authors. The vesicular body is not formed by those plastids wich start th differentiation as amyloplastids, and which are characterized by an early presence large amount of starch.

After exposure to light, the vesicles in the etiolated plastids do not accumulate a vesicular body, and the vesicular structure is gradually substituted by a lamellar e. When light affects the prochloroplasts at a very early growth stage (like, under tural light conditions, in the outer leaflets of buds) the lamellar structure forms so rly as the vesicular body cannot be accumulated, not even partially. But if light fects the etiolated chloroplasts at a later growth stages, the already accumulated sicular body becomes a more and more loosened coil of vesicles which then settle in rallel layers. Finally the layers of vesicles are replaced by layers of lamellae and ana; therefore the structure of once etiolated chloroplasts become the same of chloplasts which developed under light conditions since the earliest growth stages. Under rmal light conditions and when chloroplasts differentiation proceeds normally, the sicular body is not accumulated; under normal light conditions it can be accumuted for a very short period in the plastids which in the first growth stages have not en affected by the light, as, f. e., in the inner tissues of the buds. Therefore, the cumulation of the vesicular body can be considered an abnormal phenomenon, caused the non-regular differentiation of the chloroplasts.

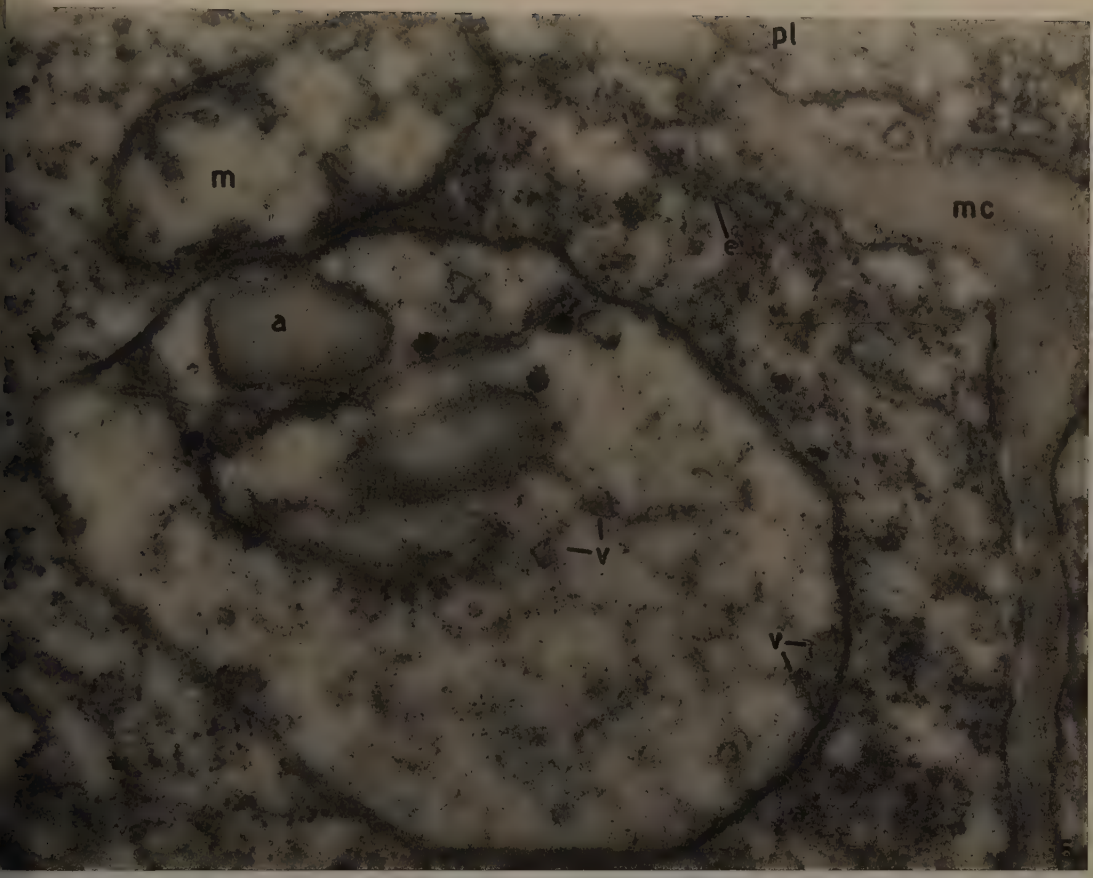


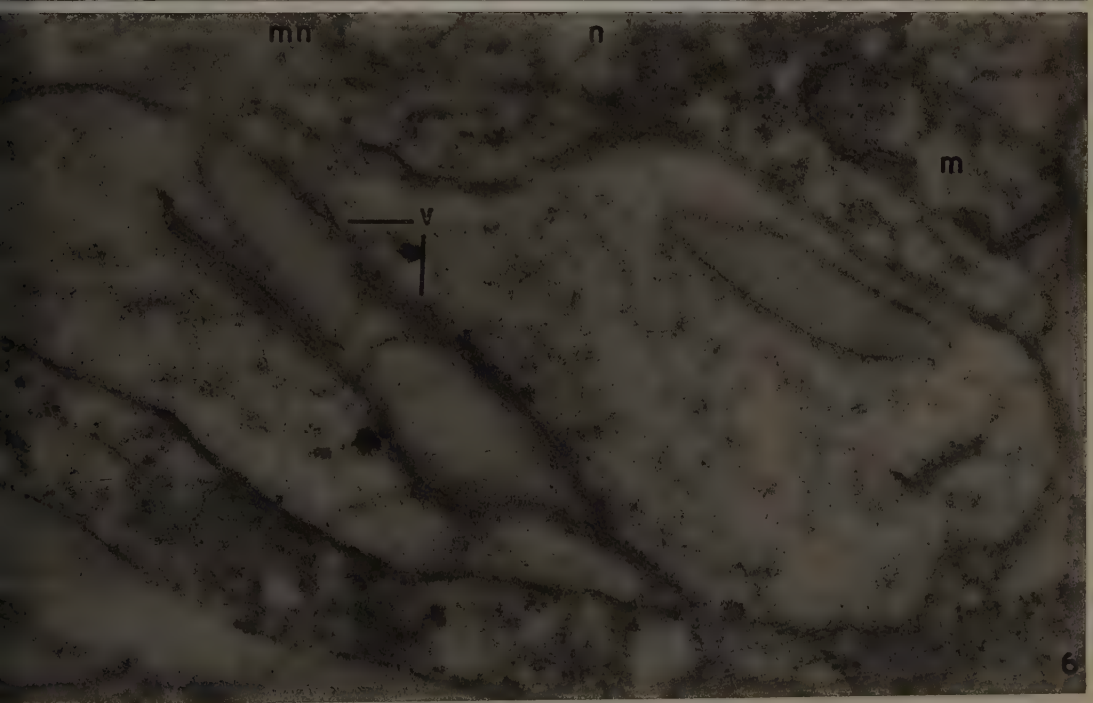


. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.

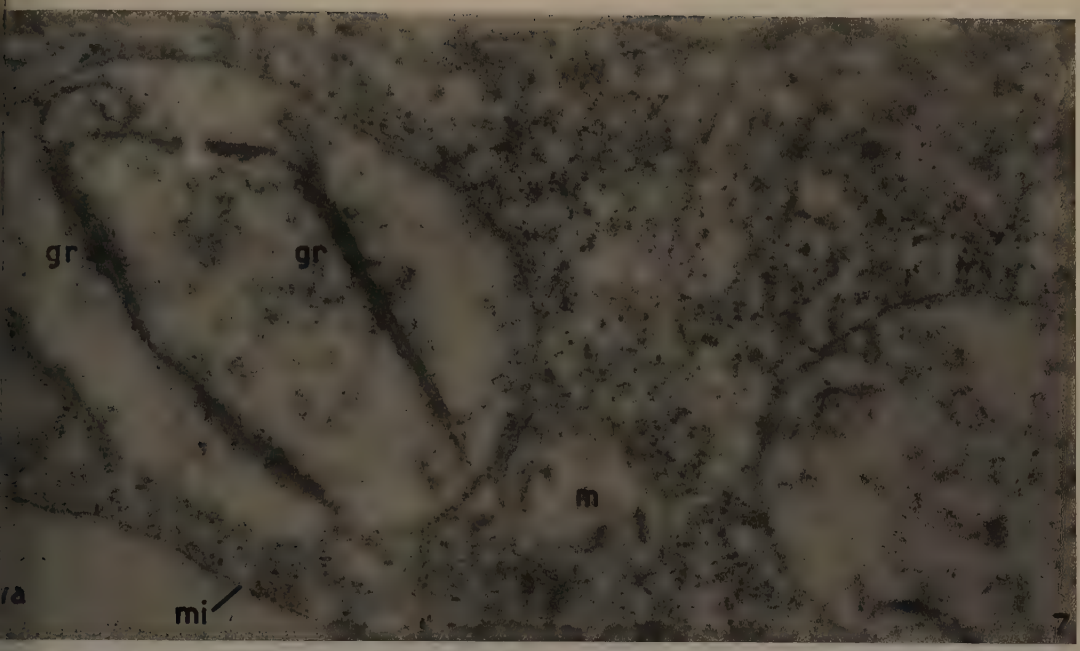


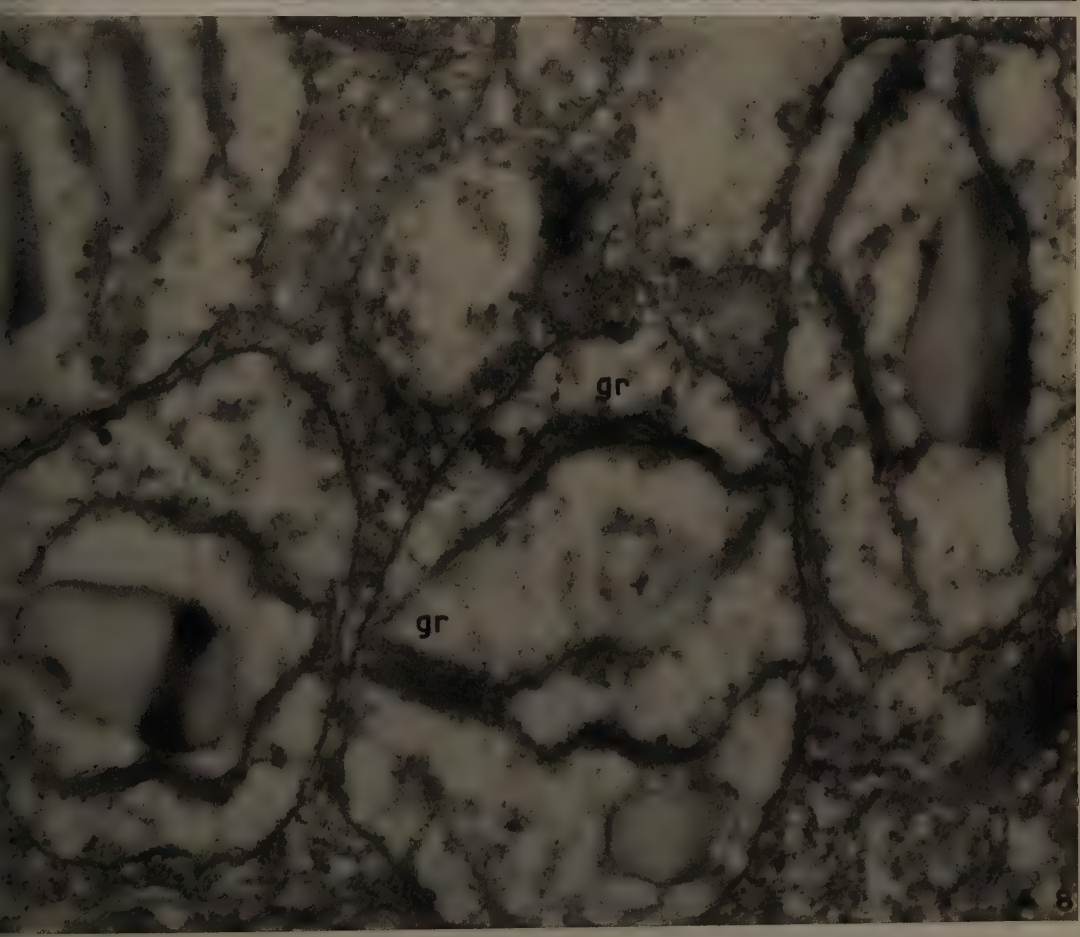
F. M. GEROLA, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.



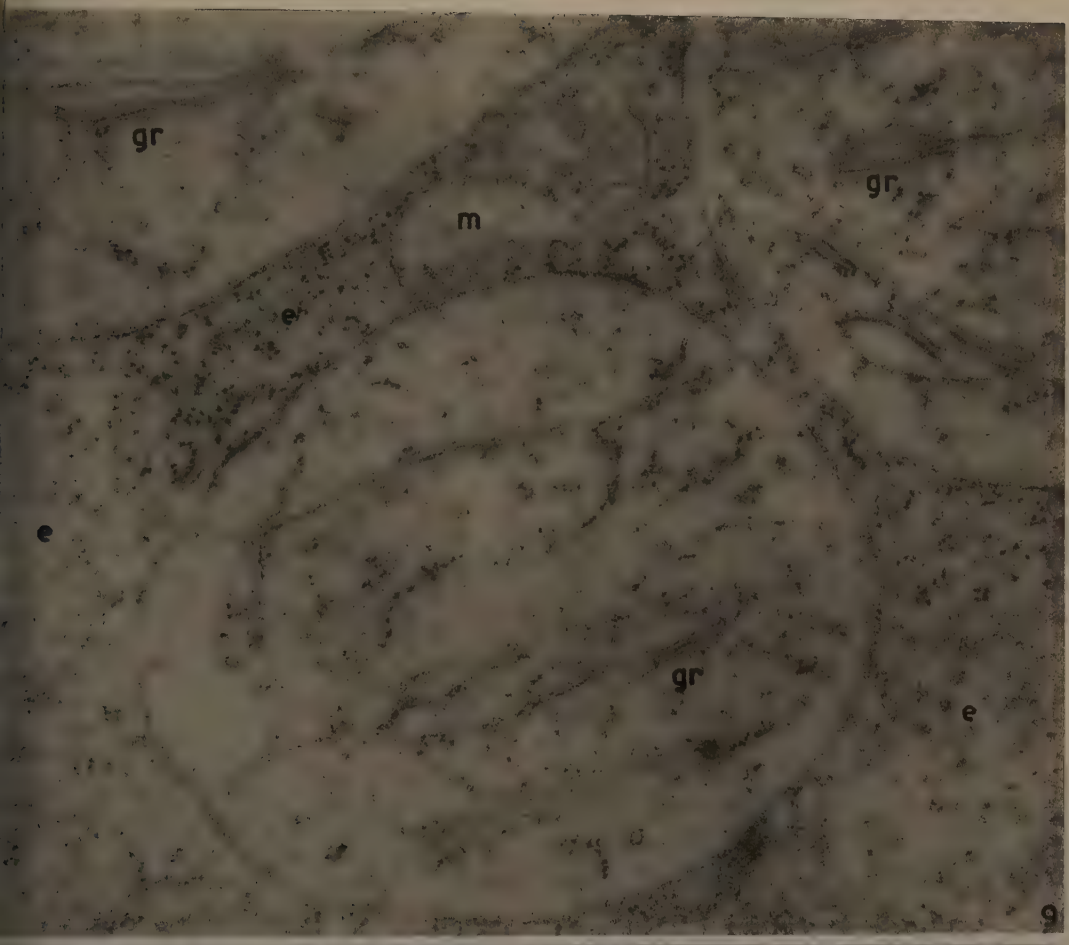


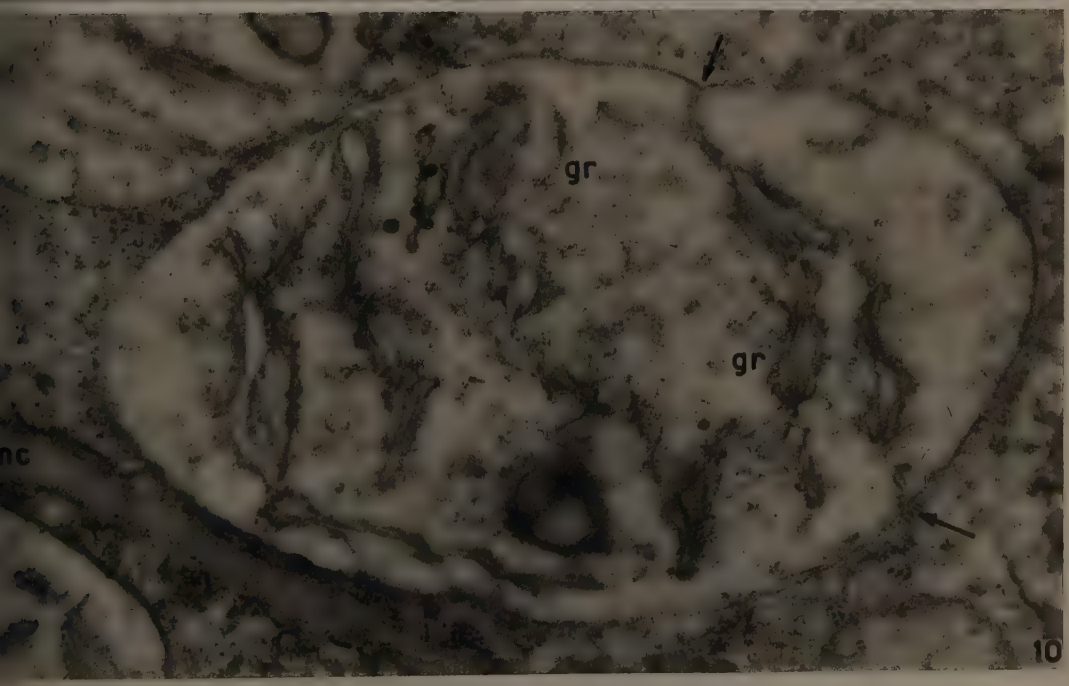
F. M. GEROLA, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.



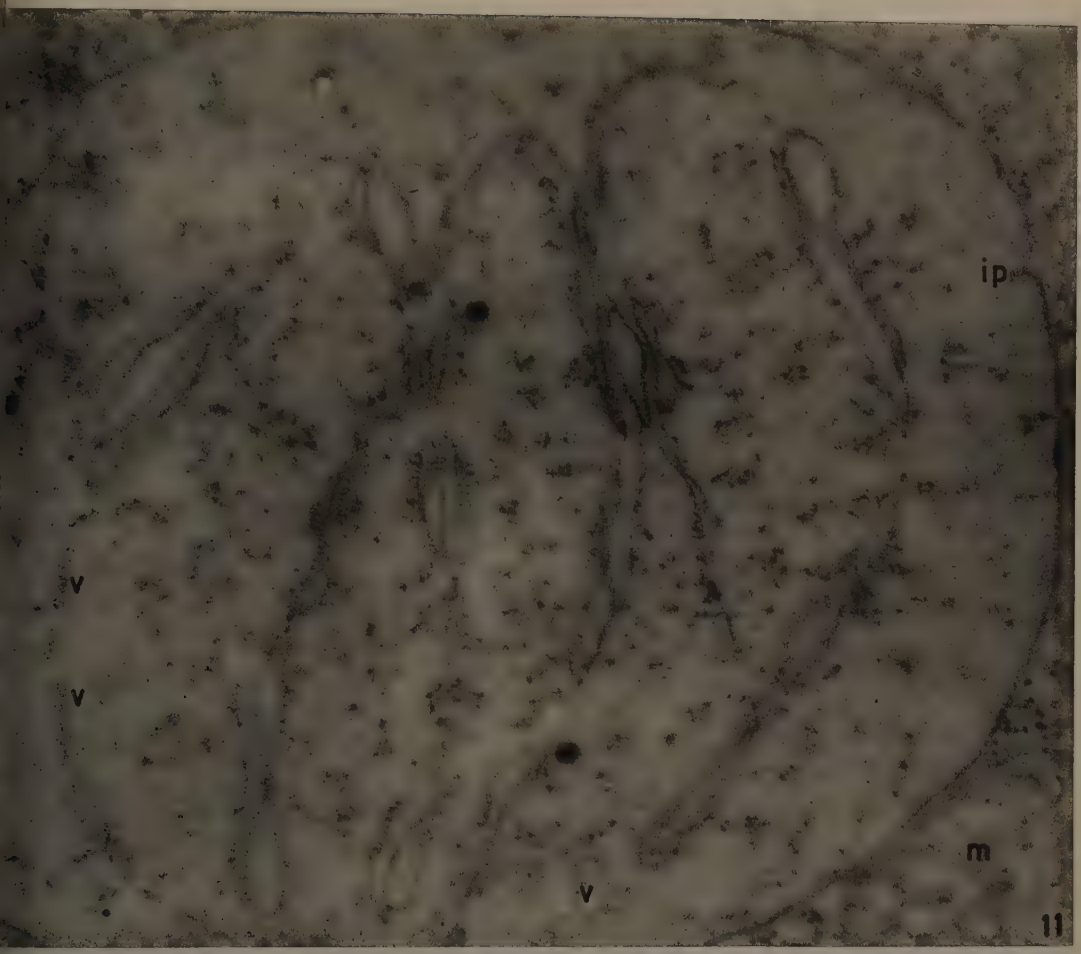


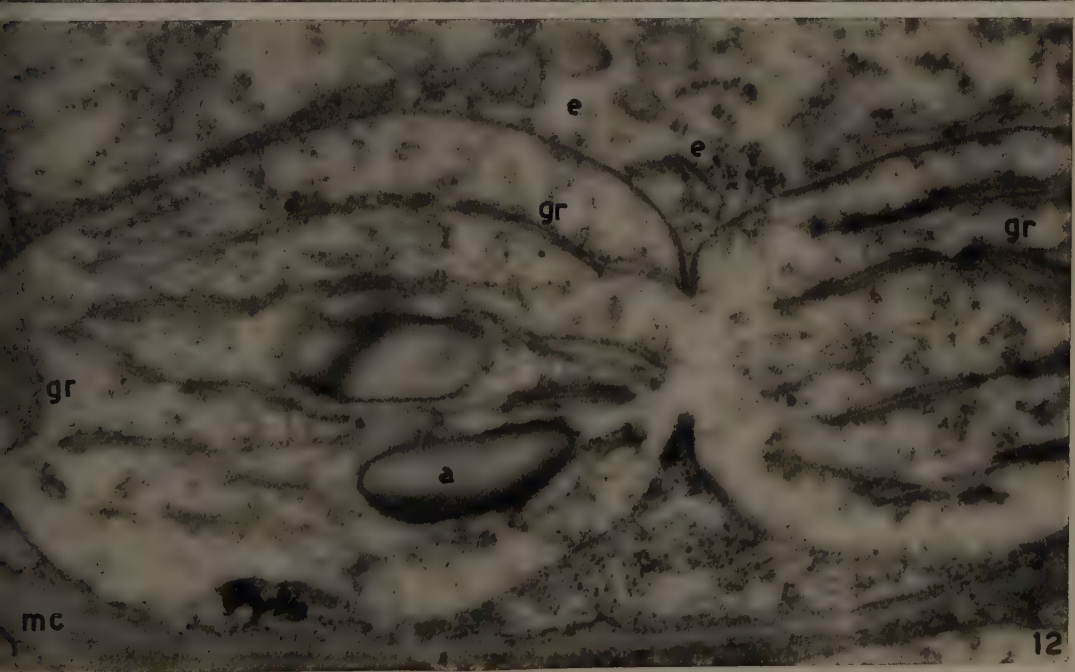
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.



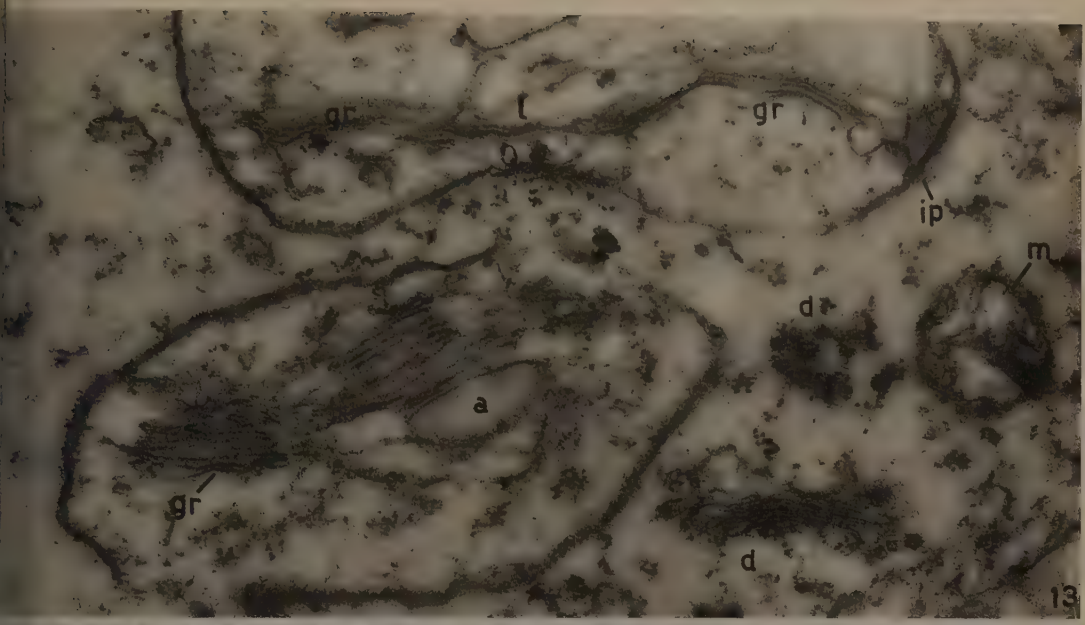


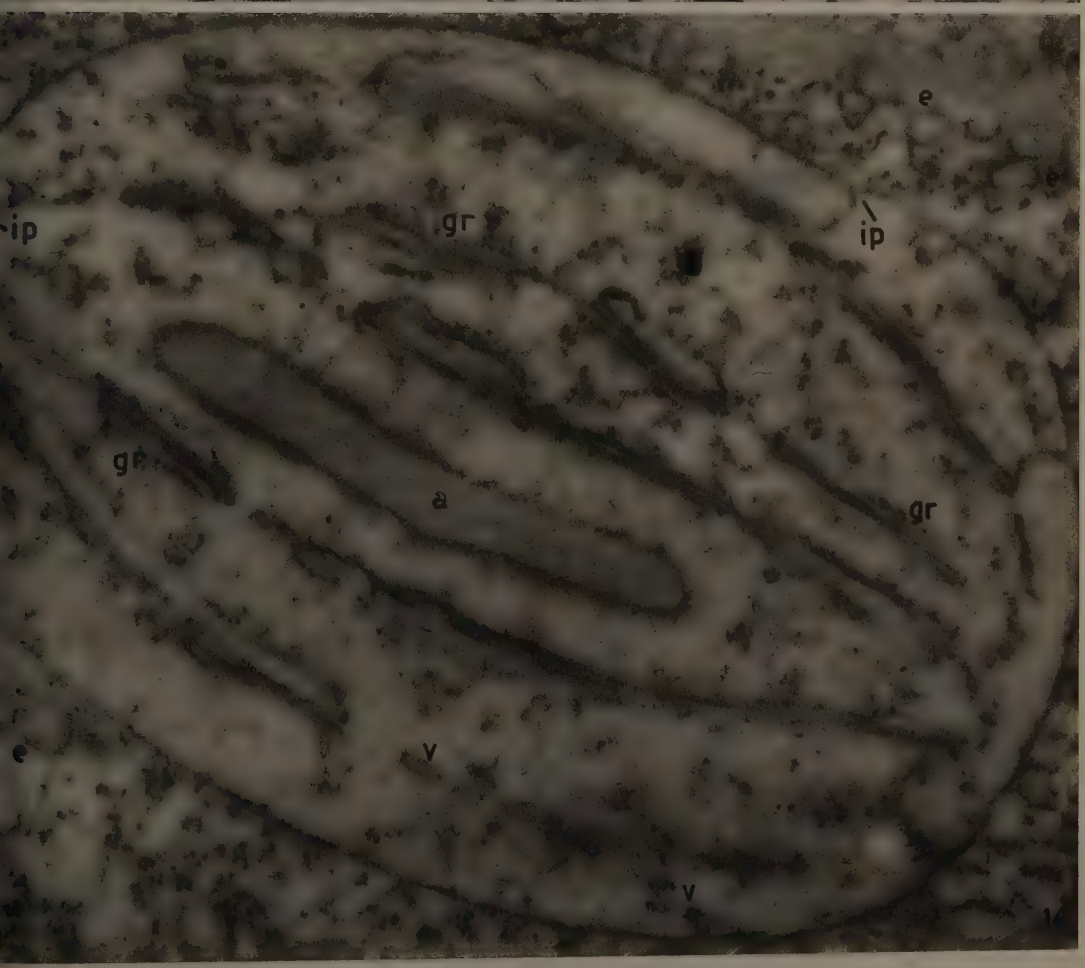
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.



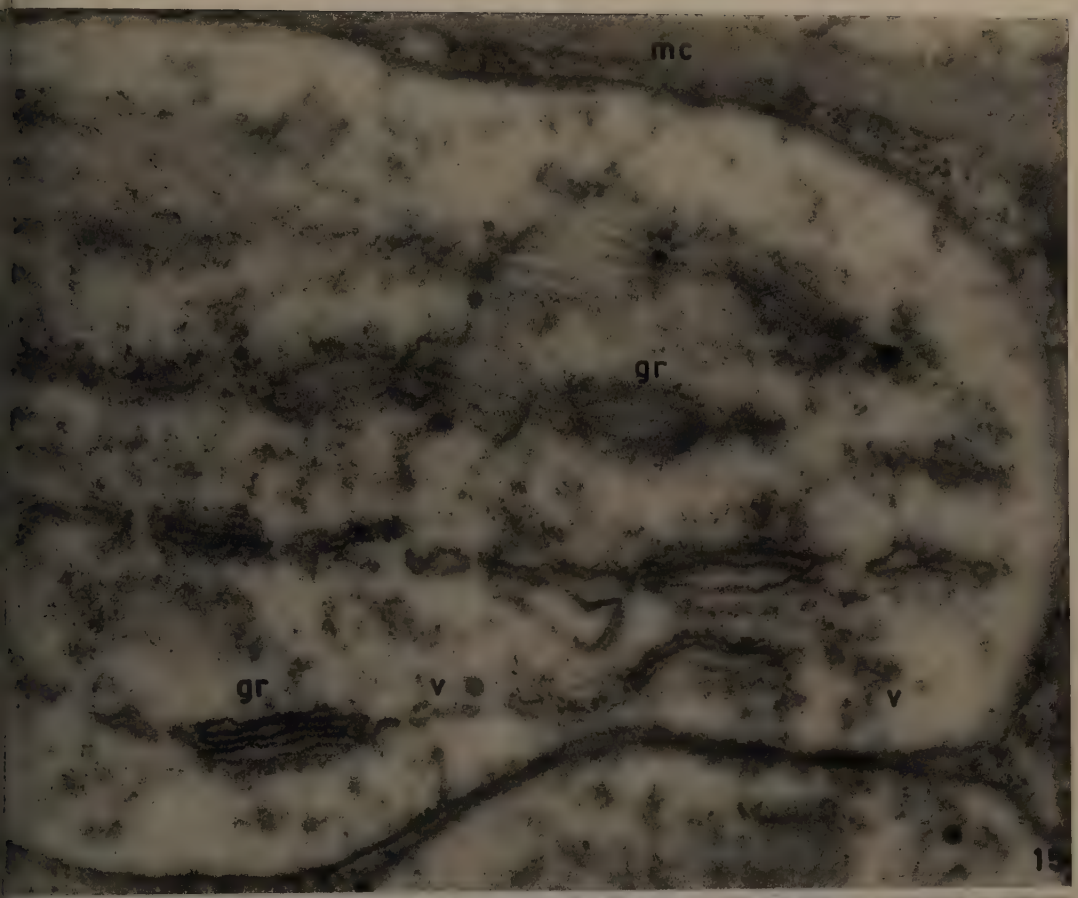


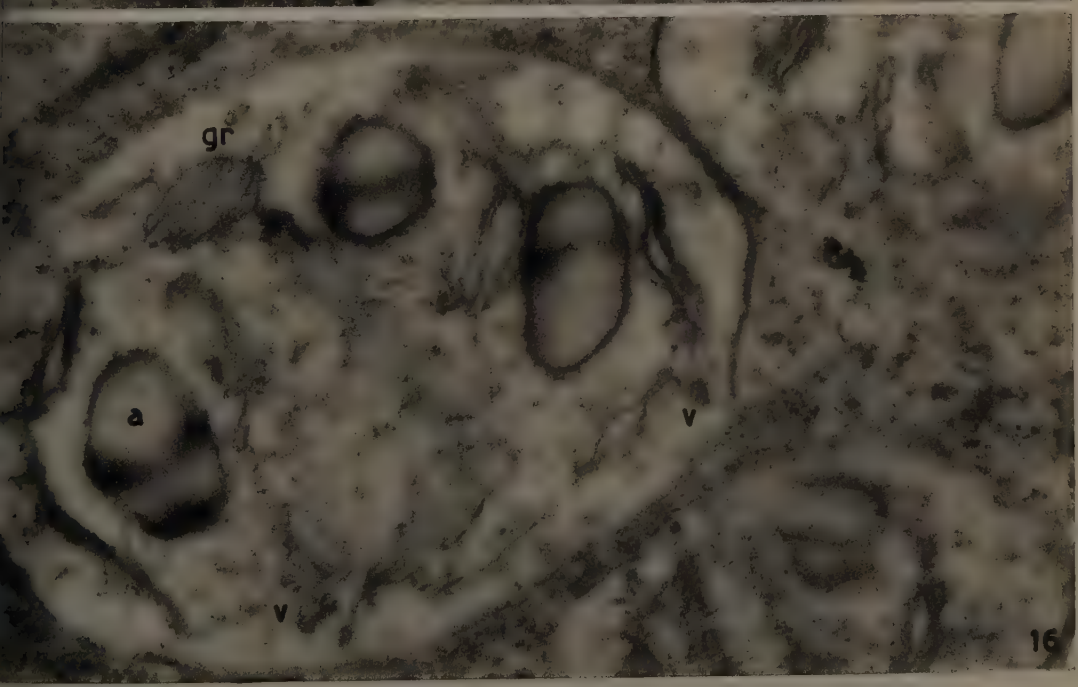
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.





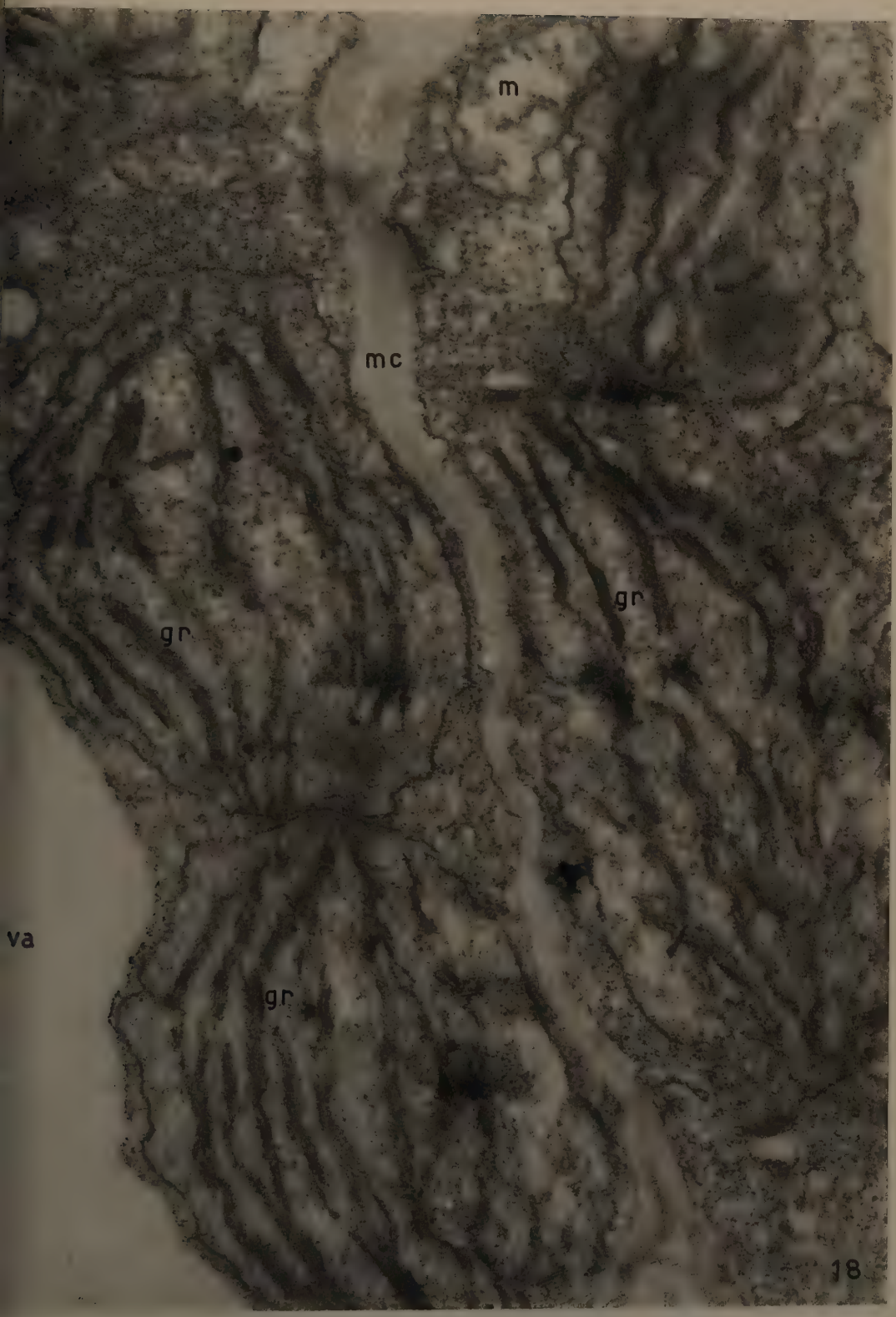
F. M. GEROLA, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.





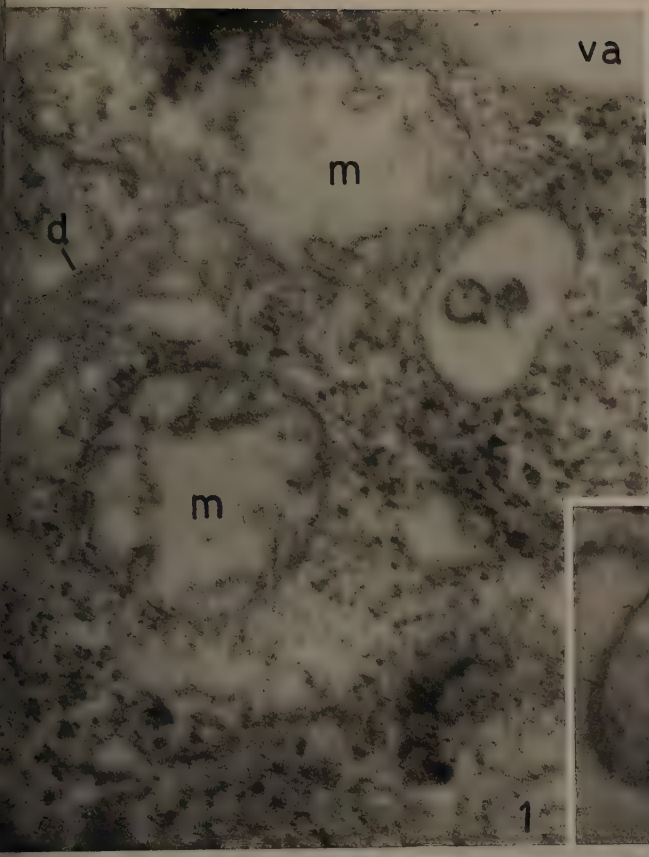
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.

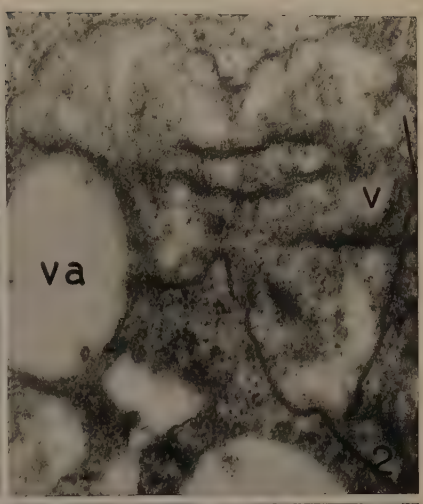
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.

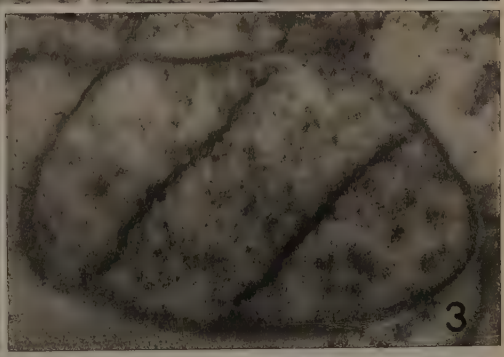


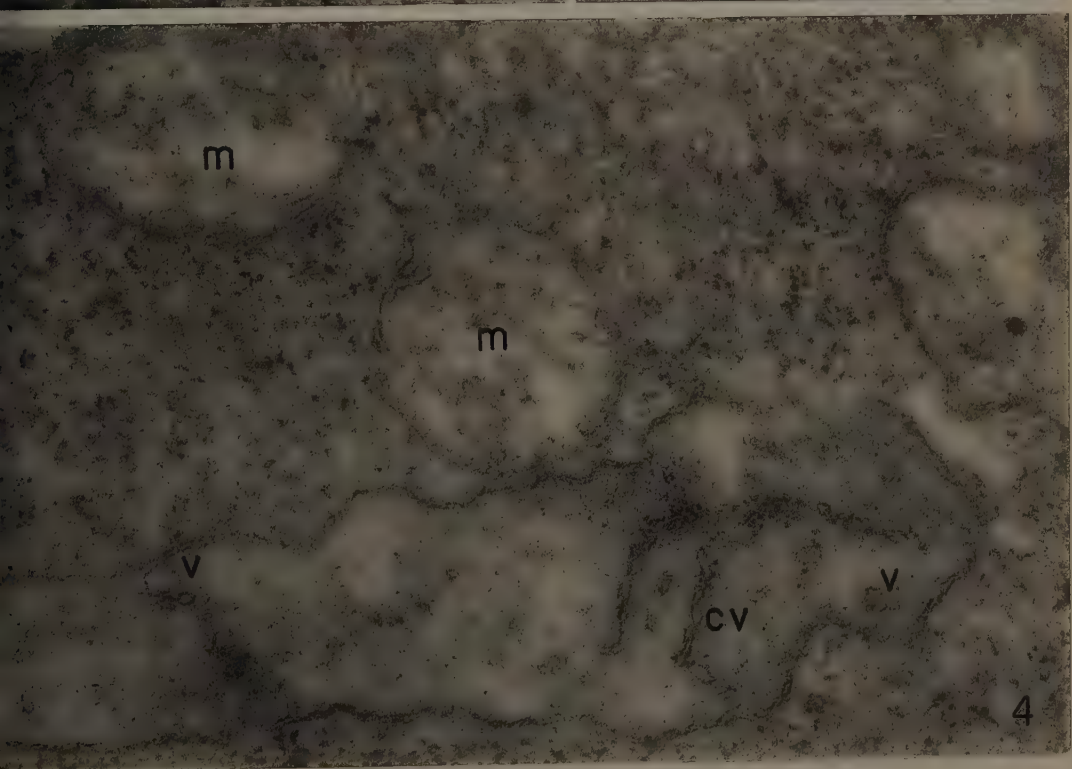
F. M. GEROLA, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.

F. M. GEROLA, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. I.

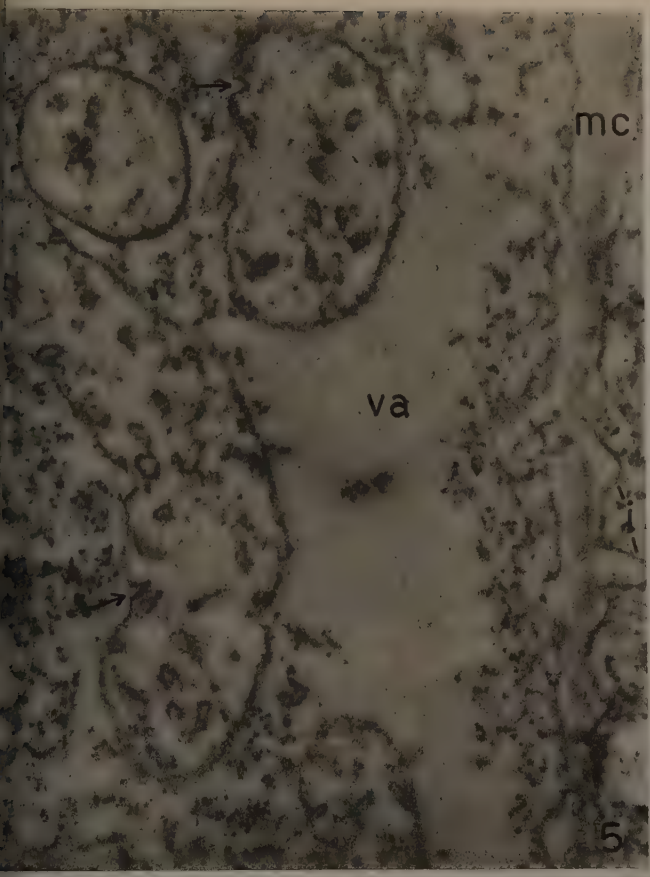


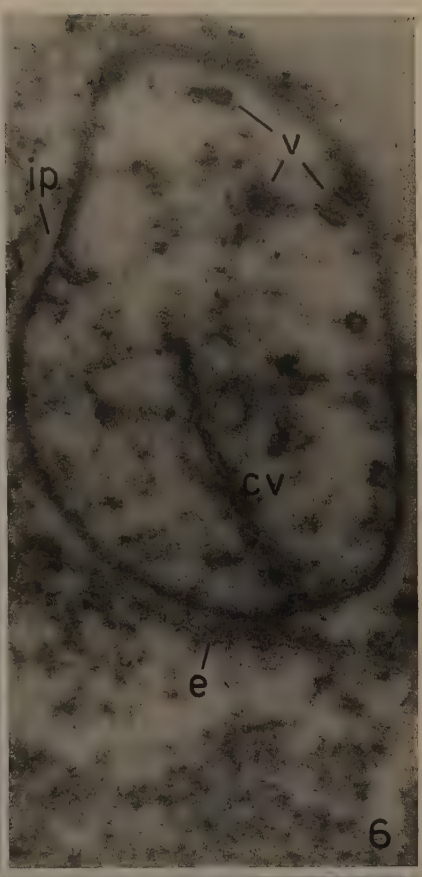


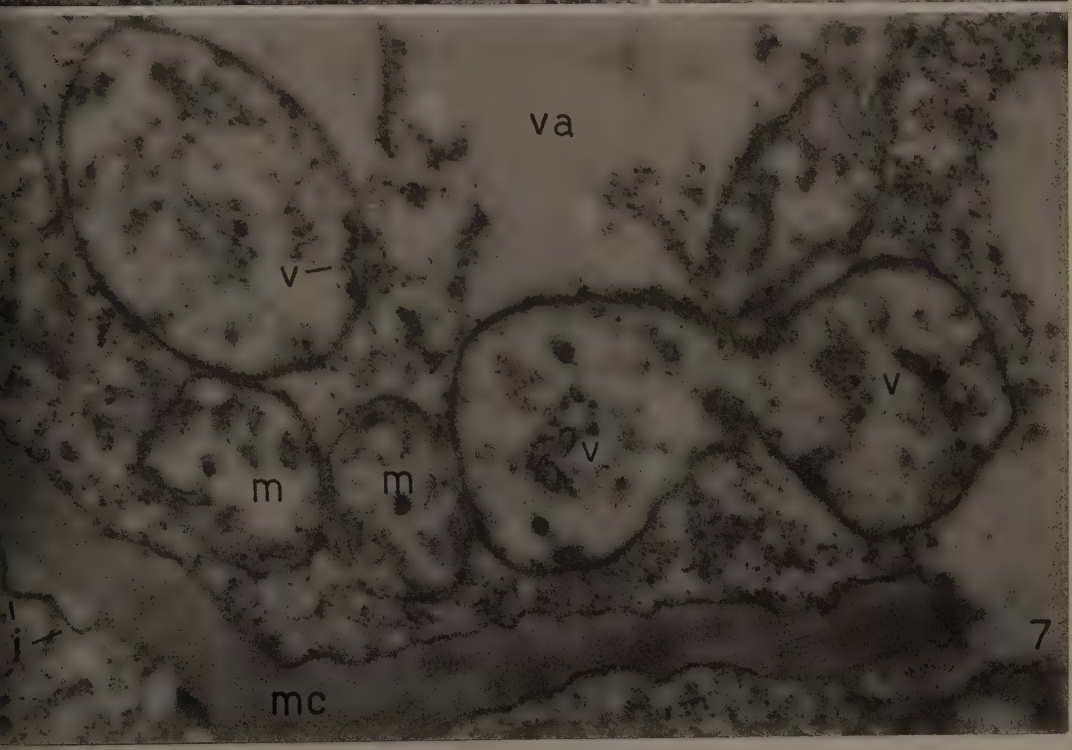




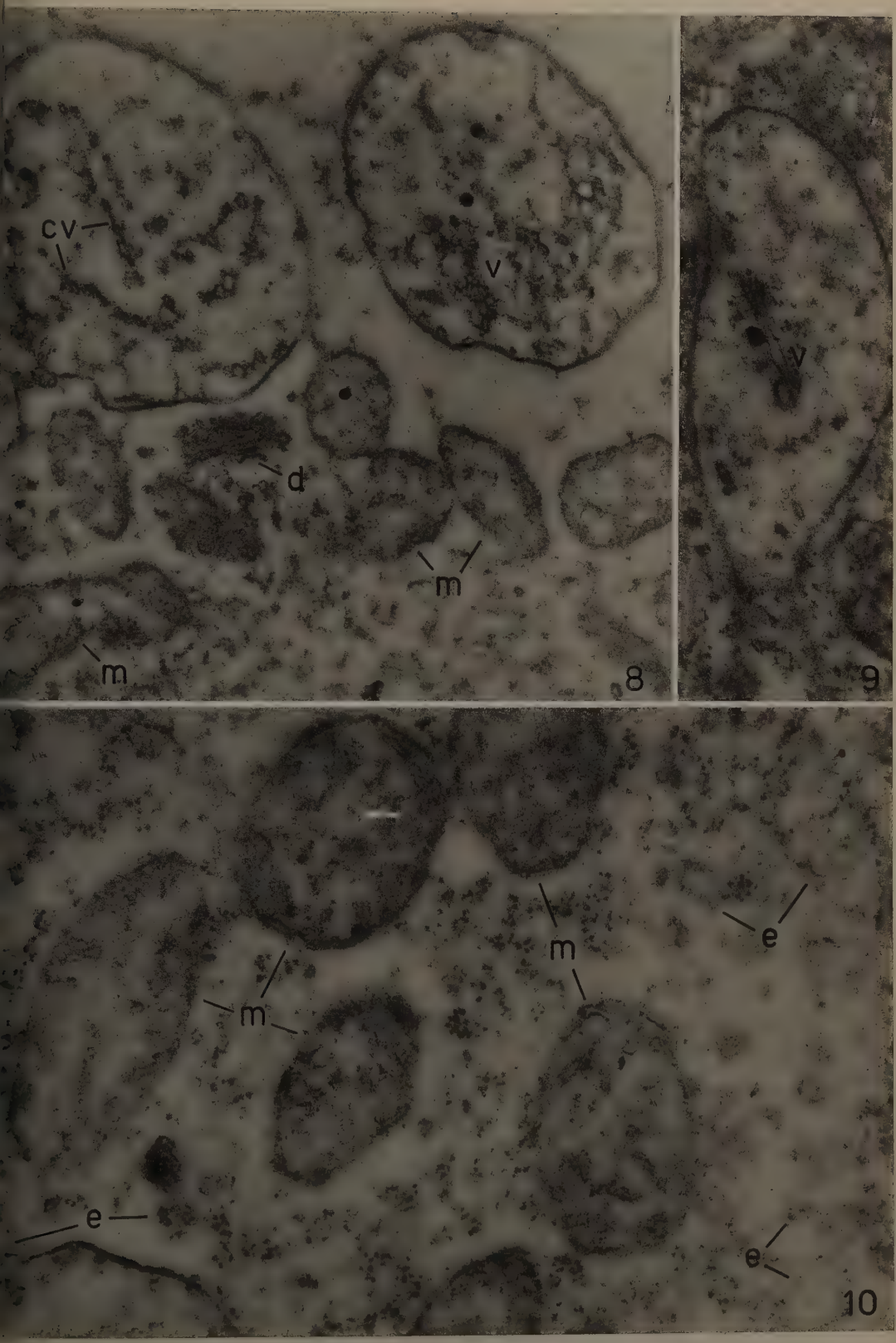
F. M. Gerola, et al. · Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



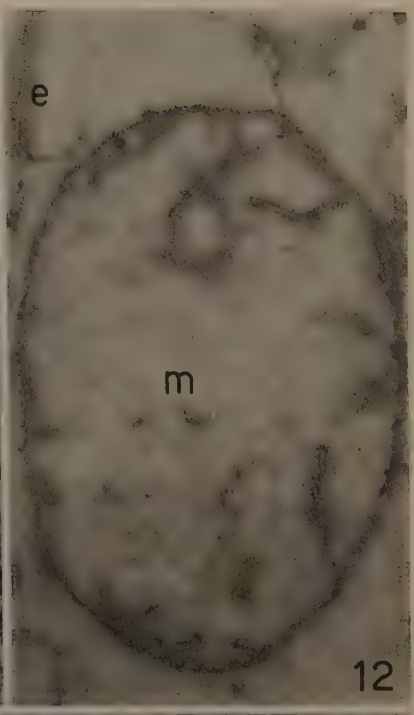


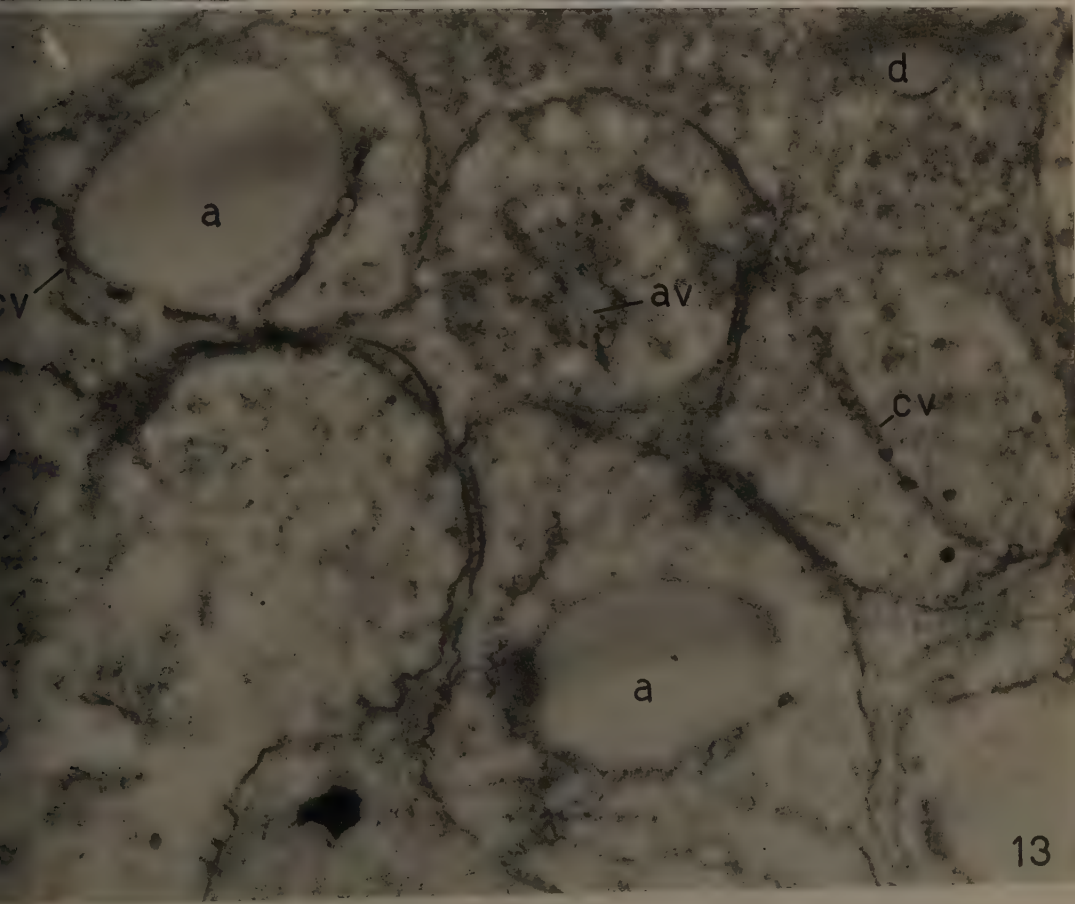


F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

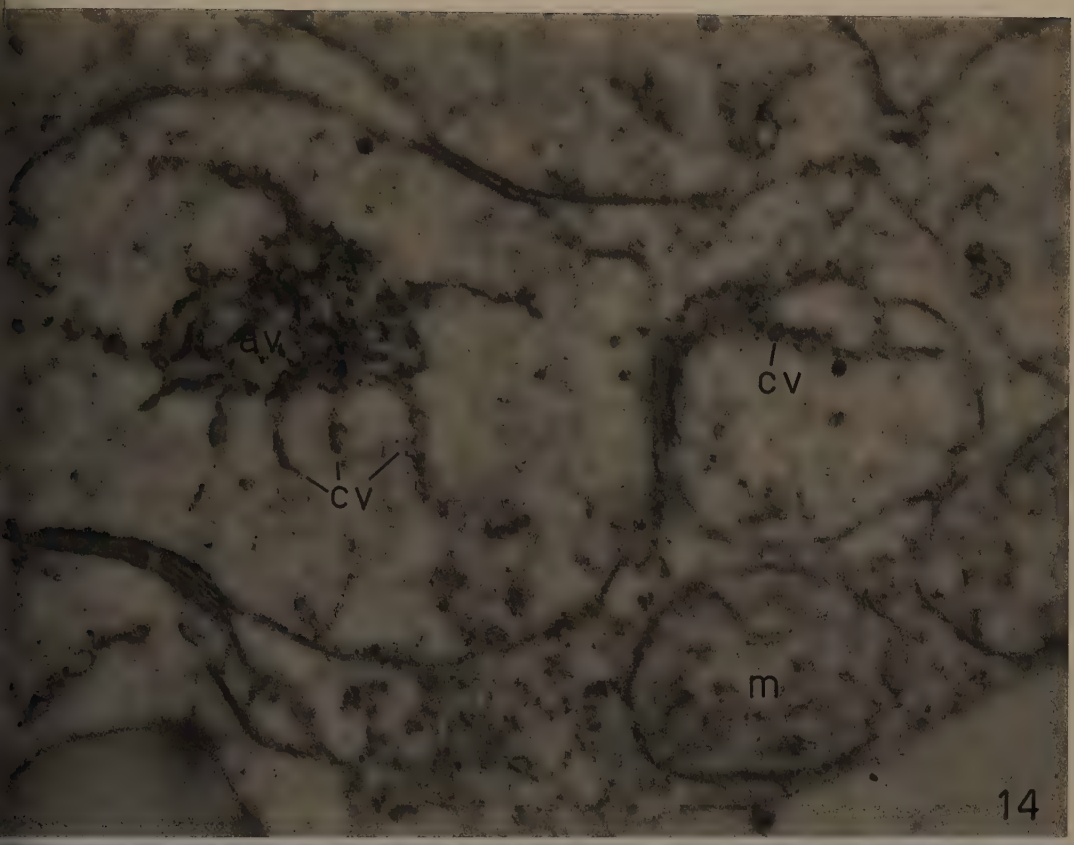


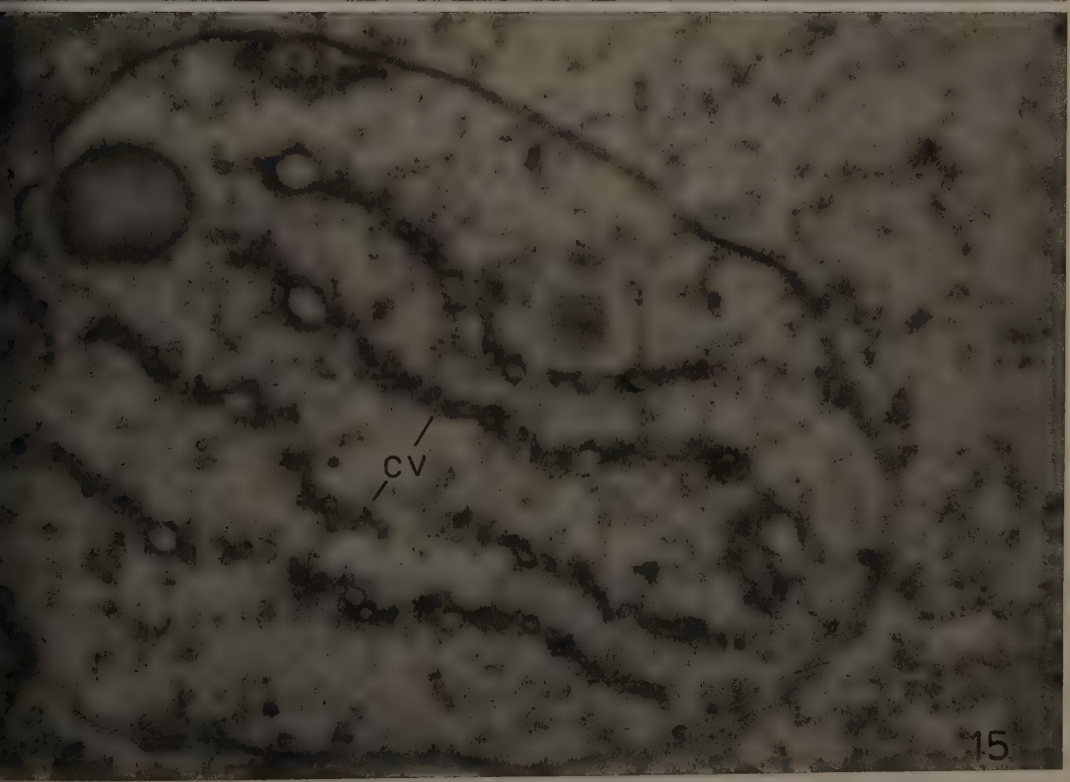
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.





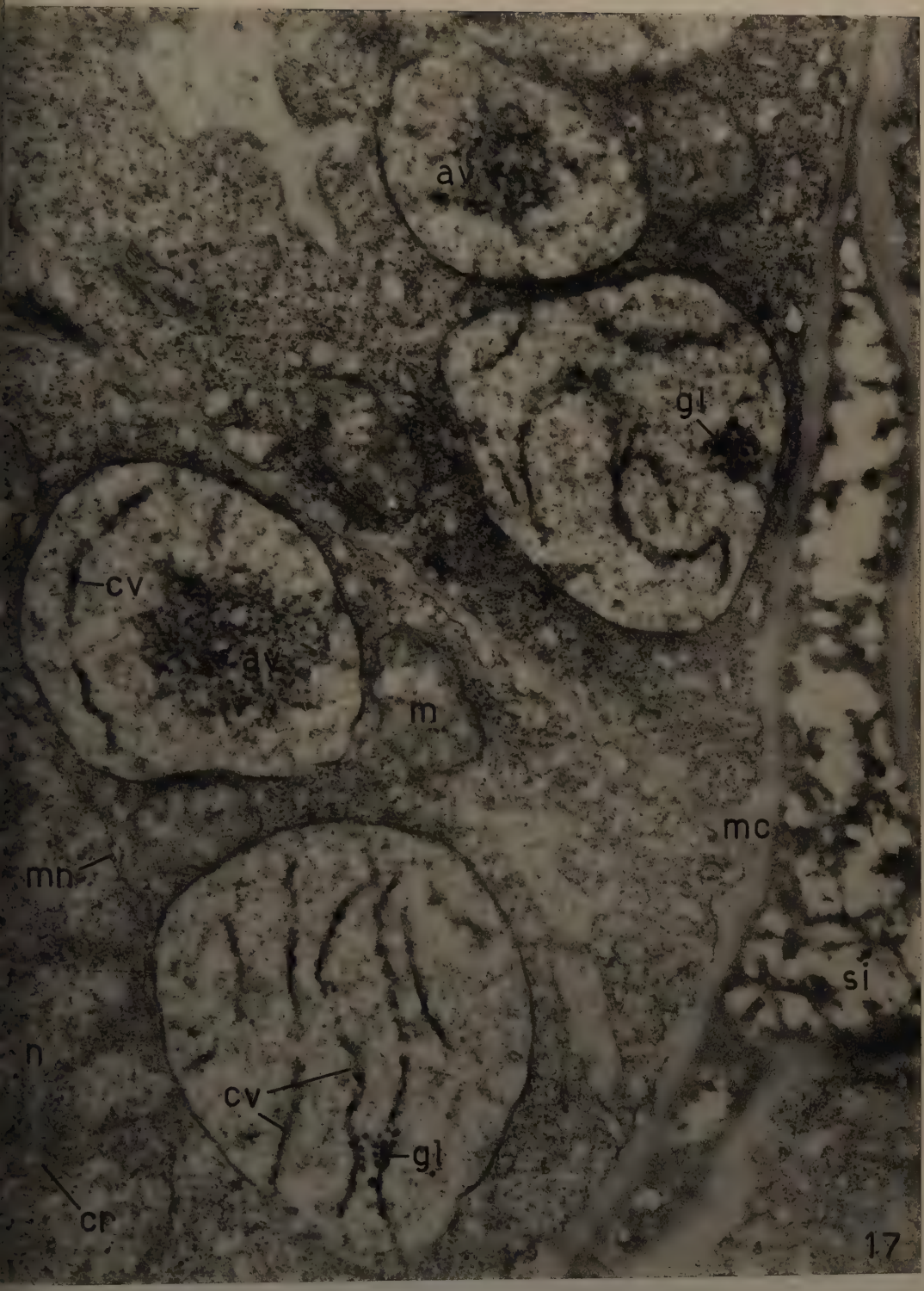
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



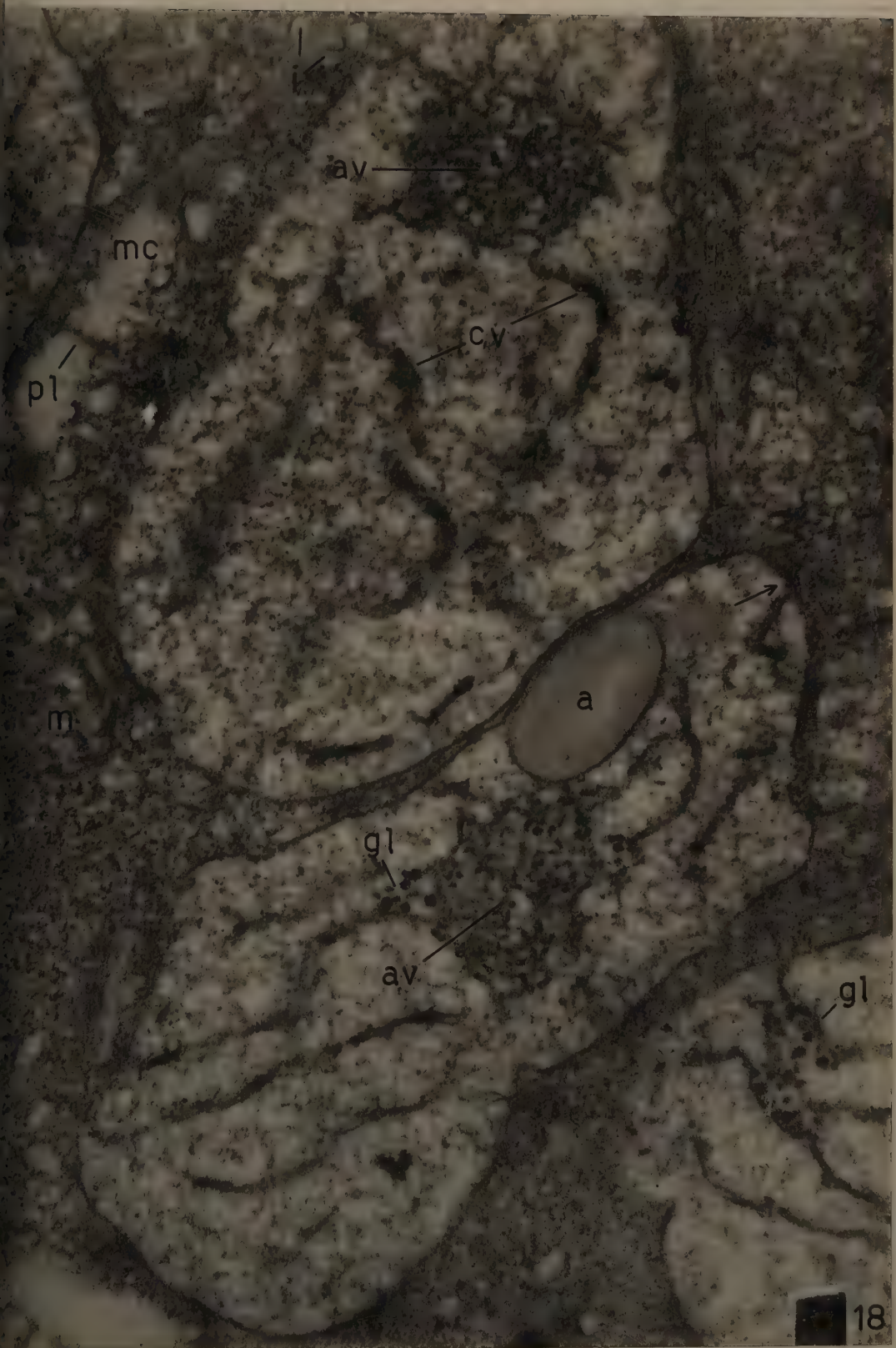


F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

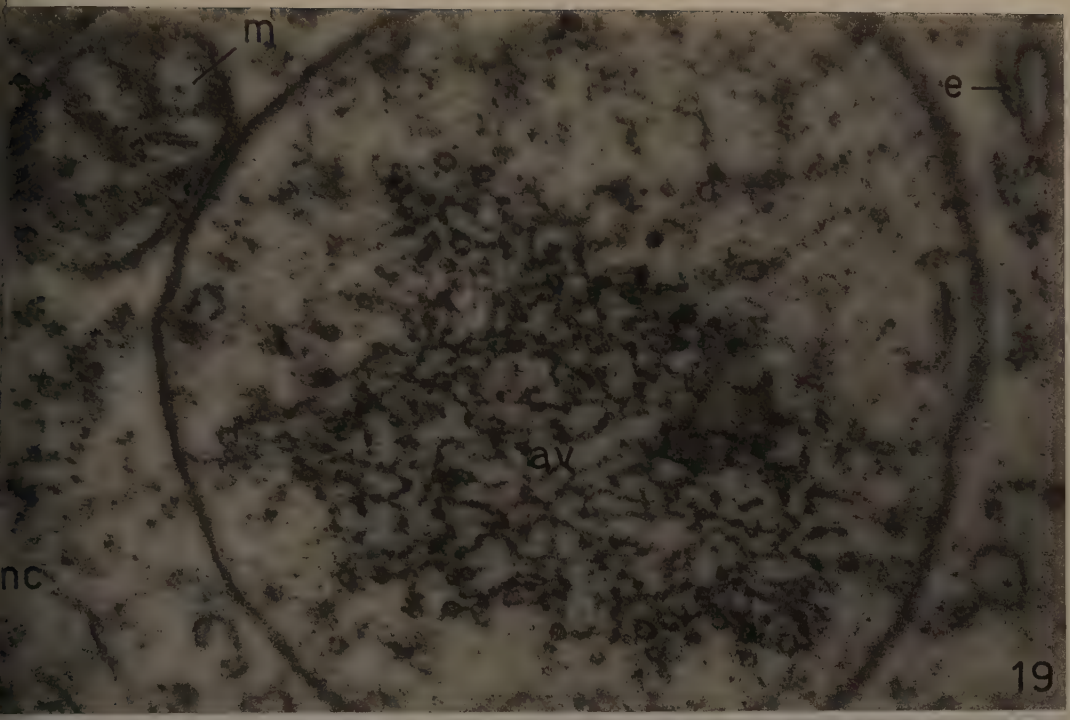
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

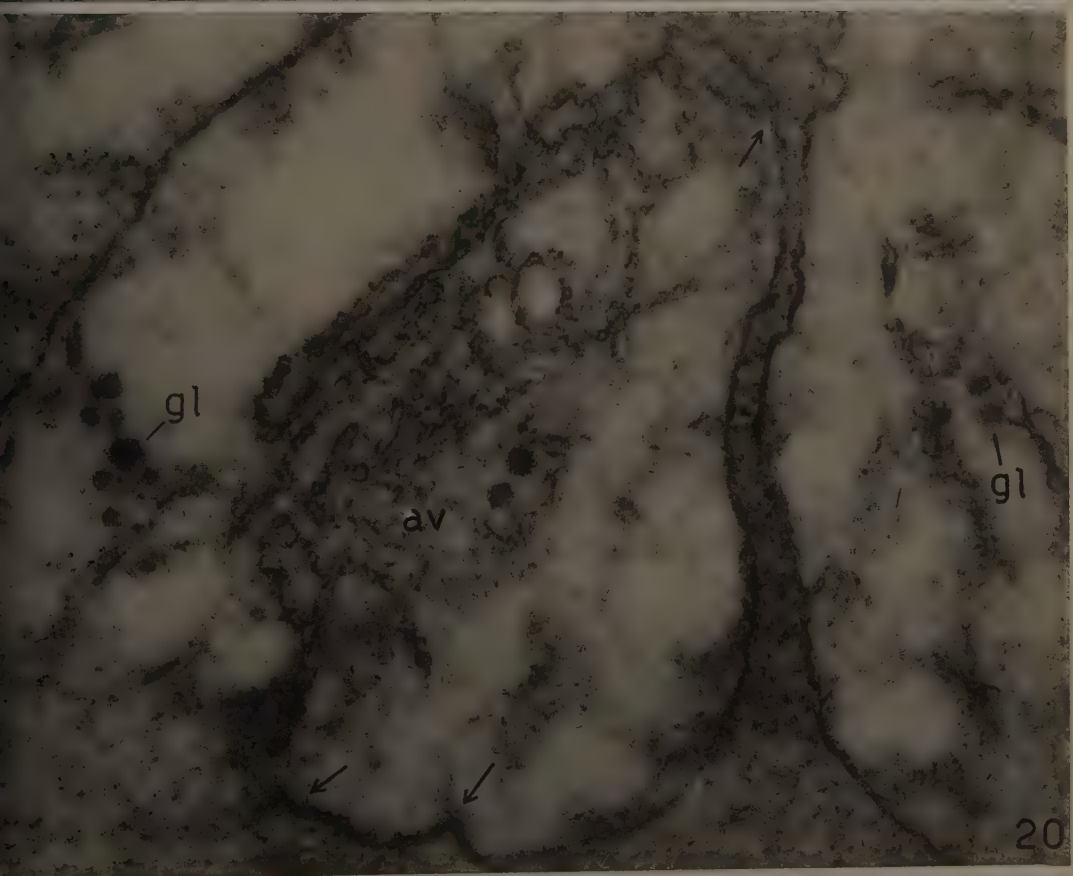


F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

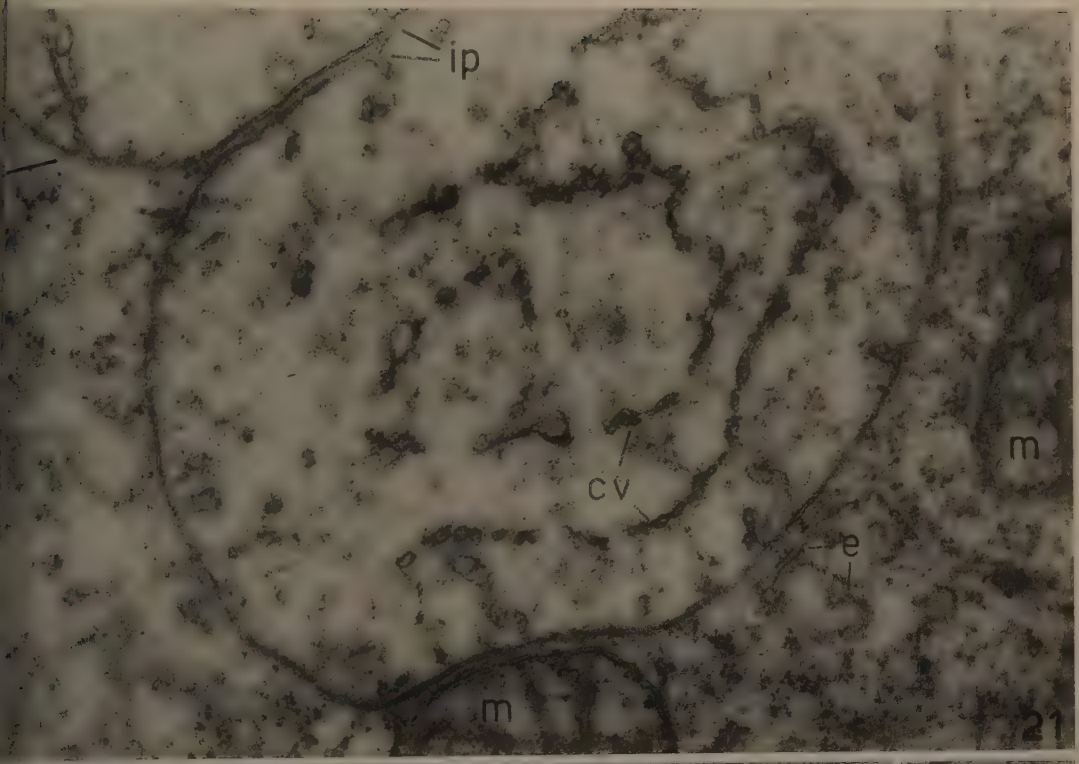


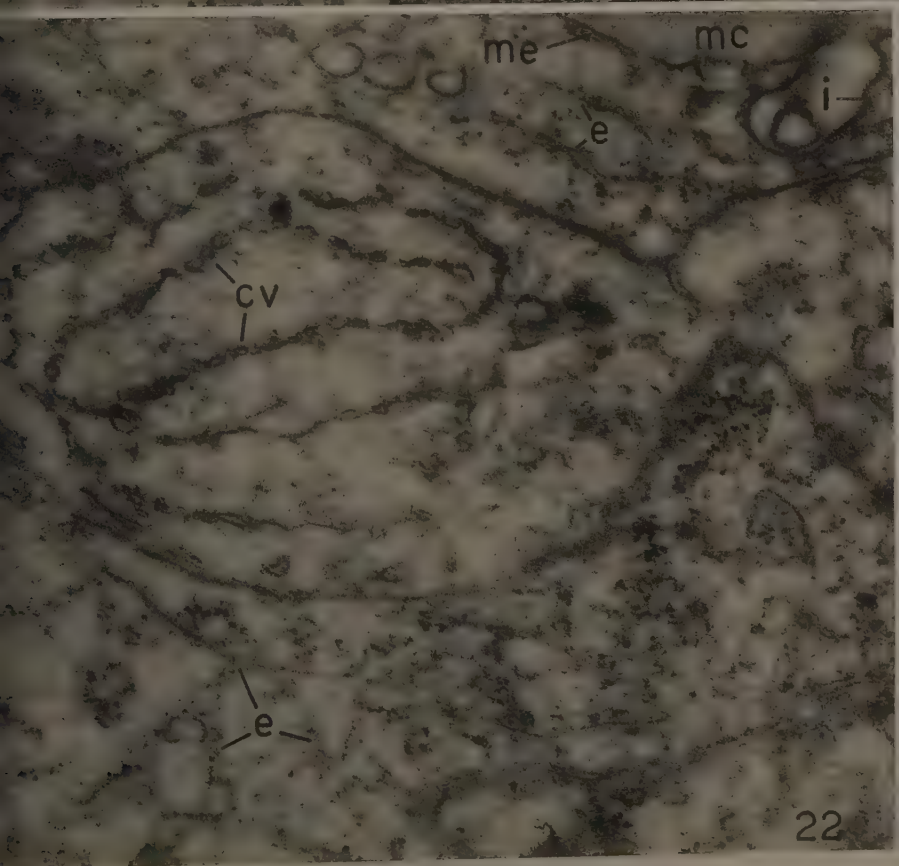
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



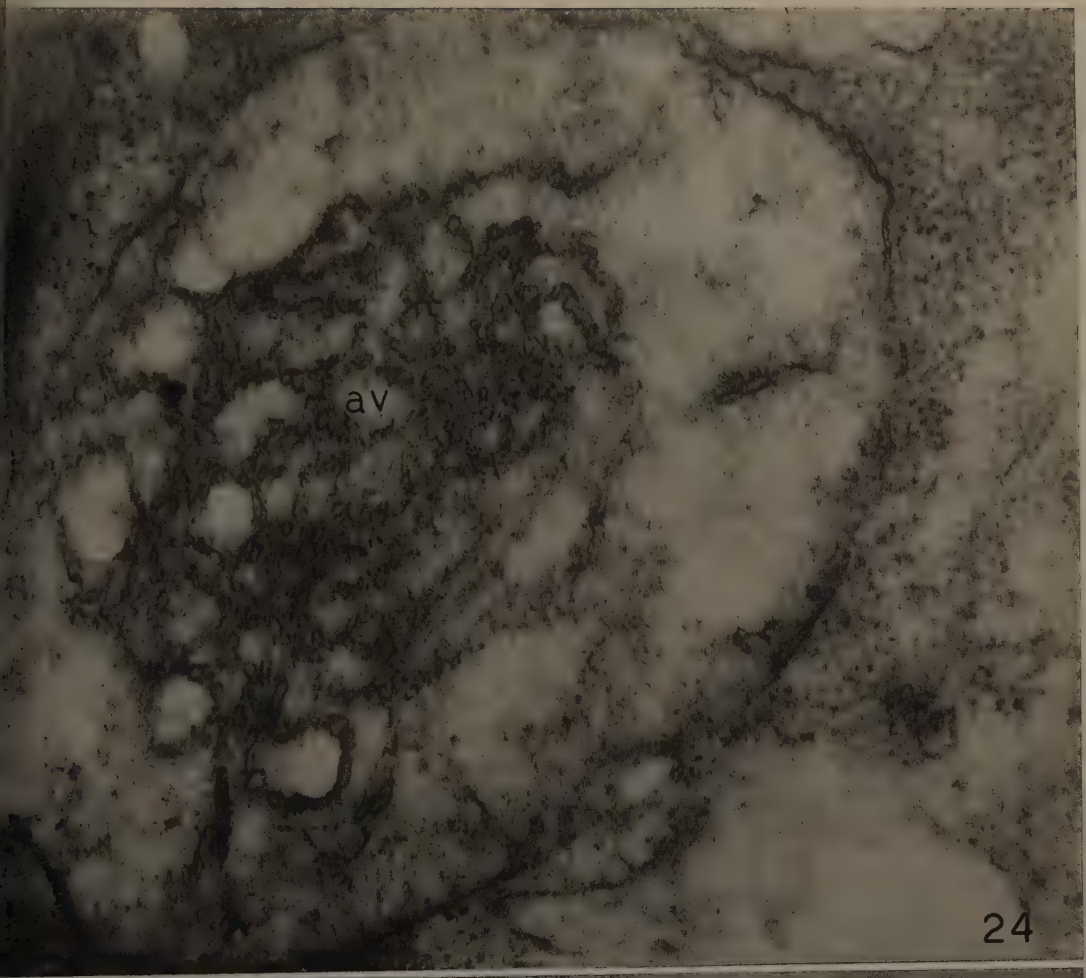


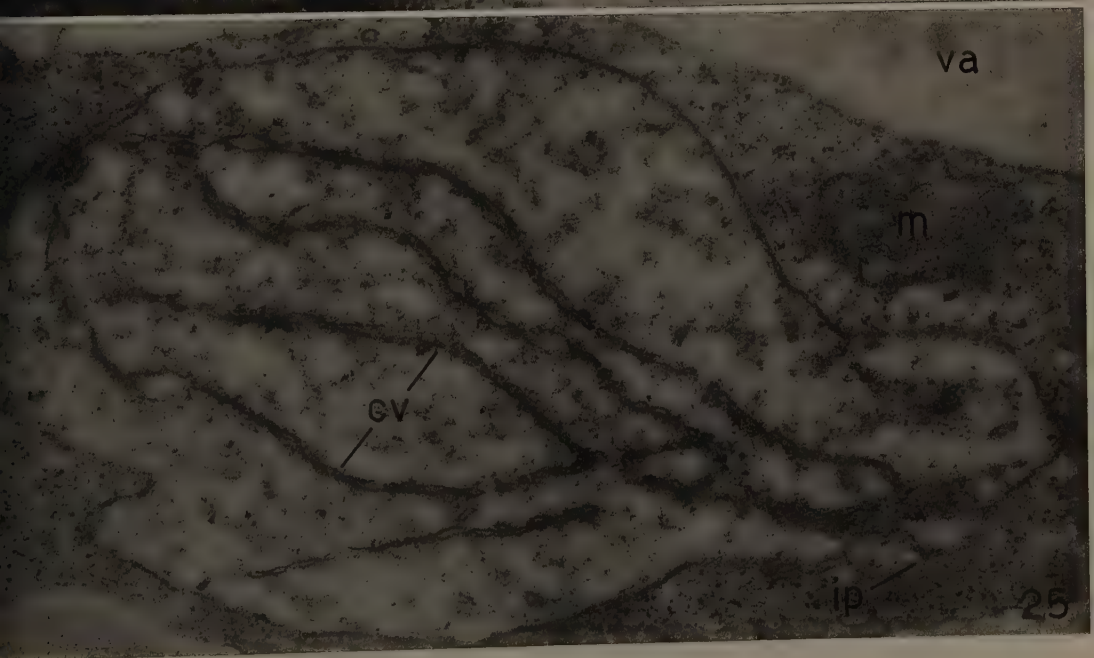
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



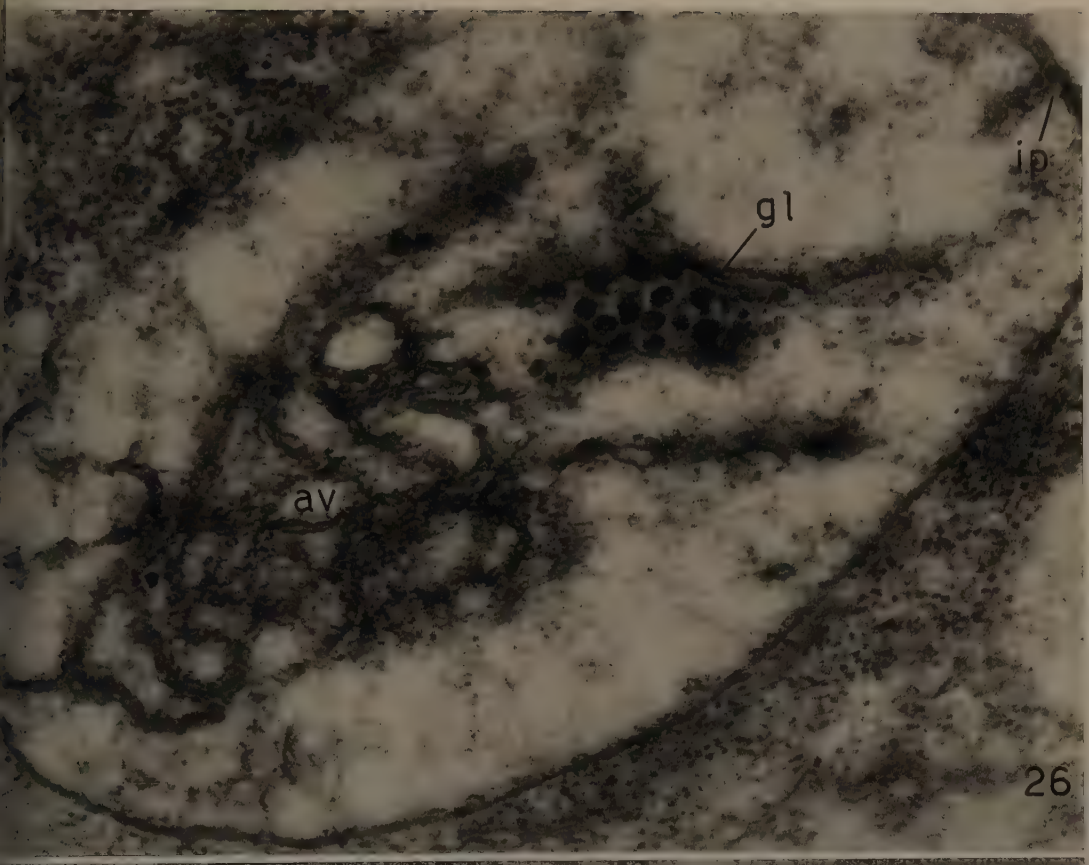


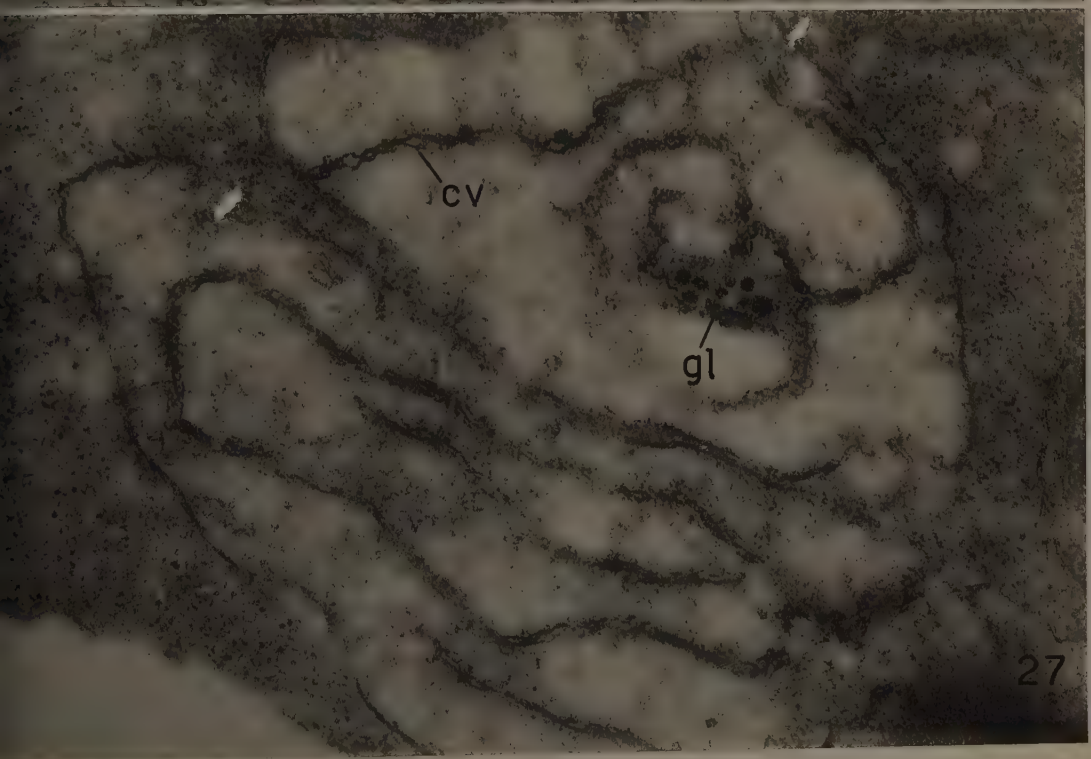
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



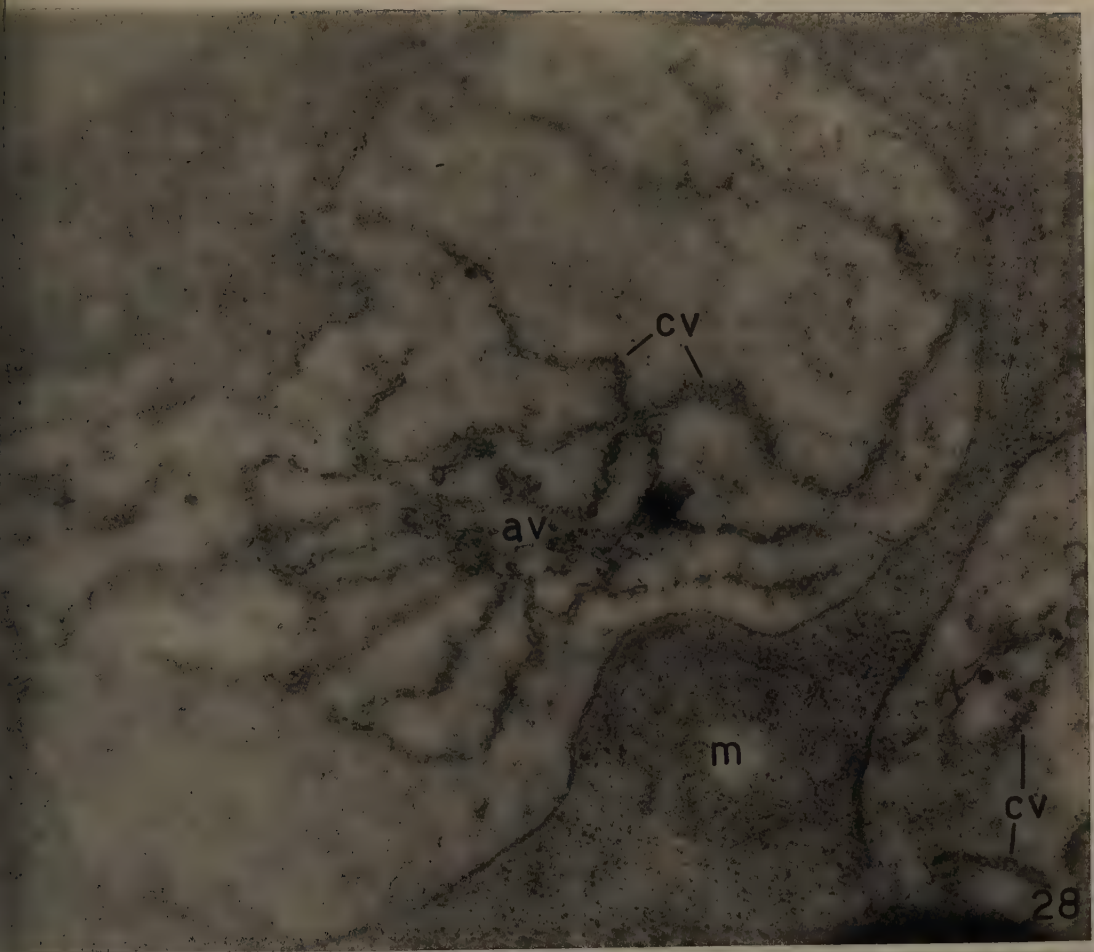


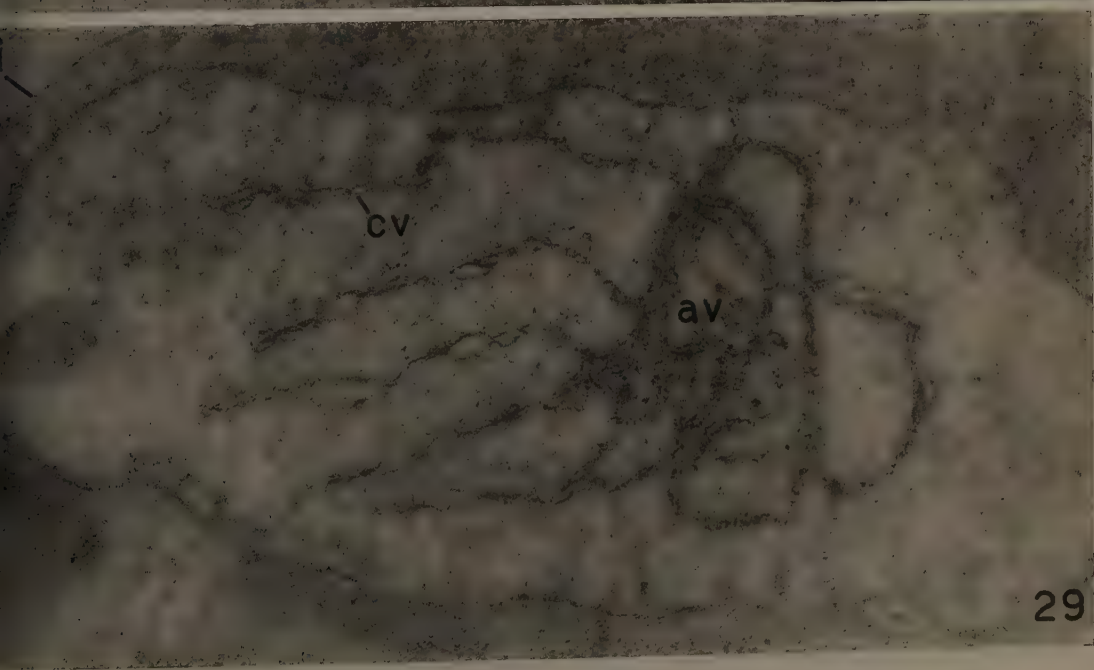
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



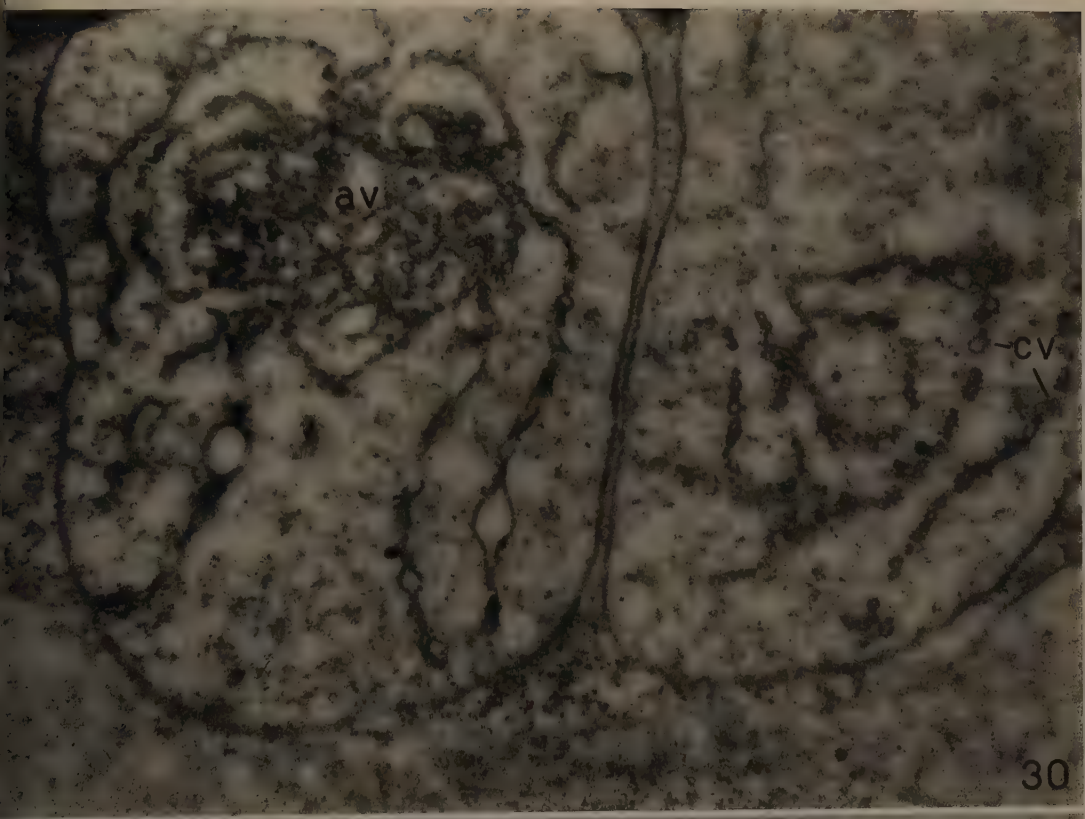


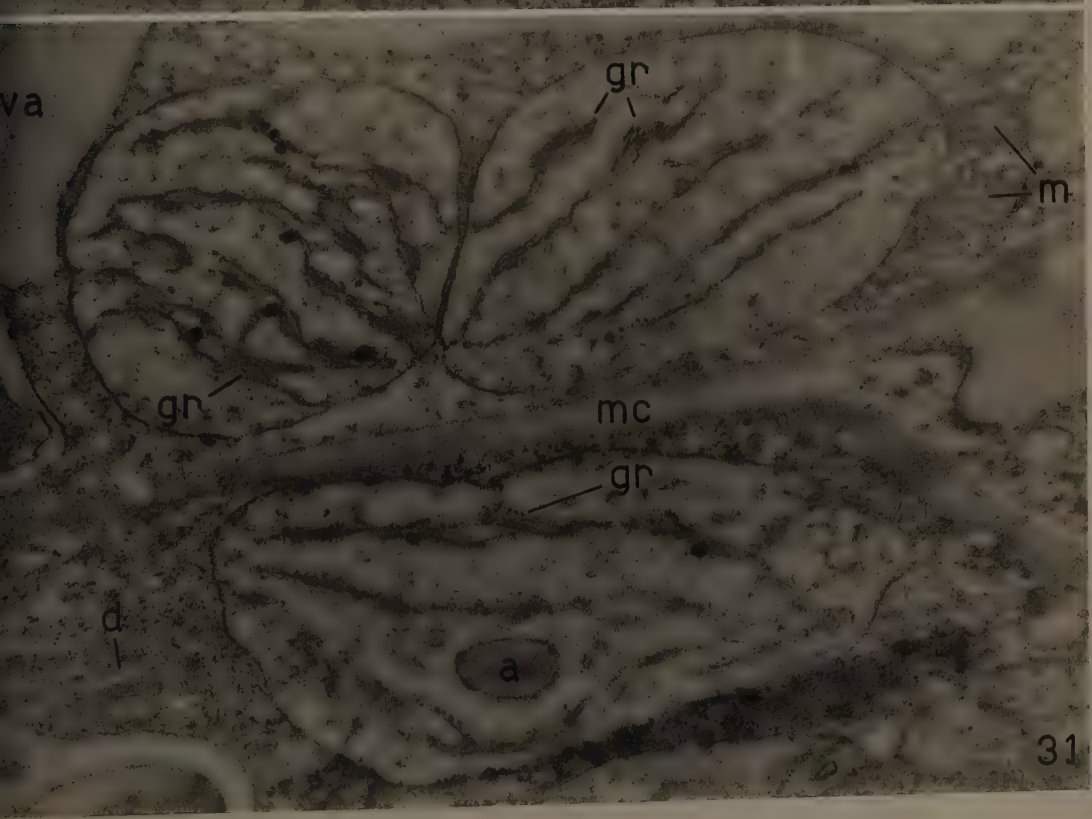
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



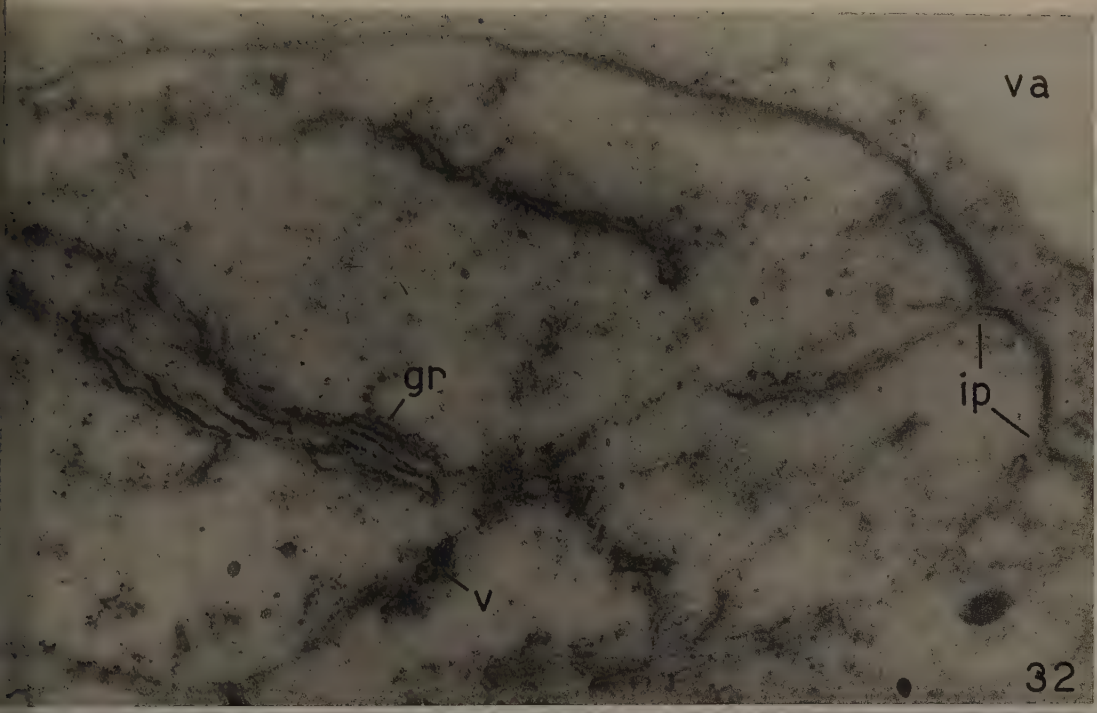


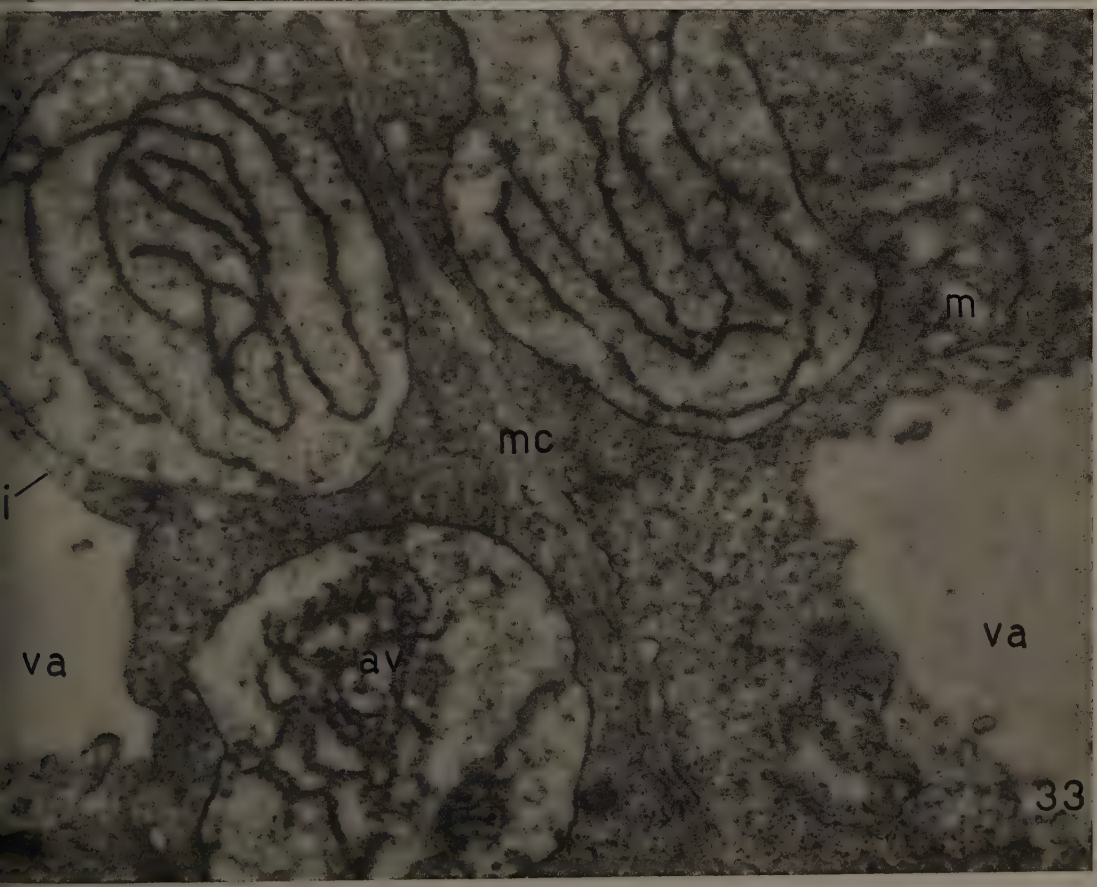
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



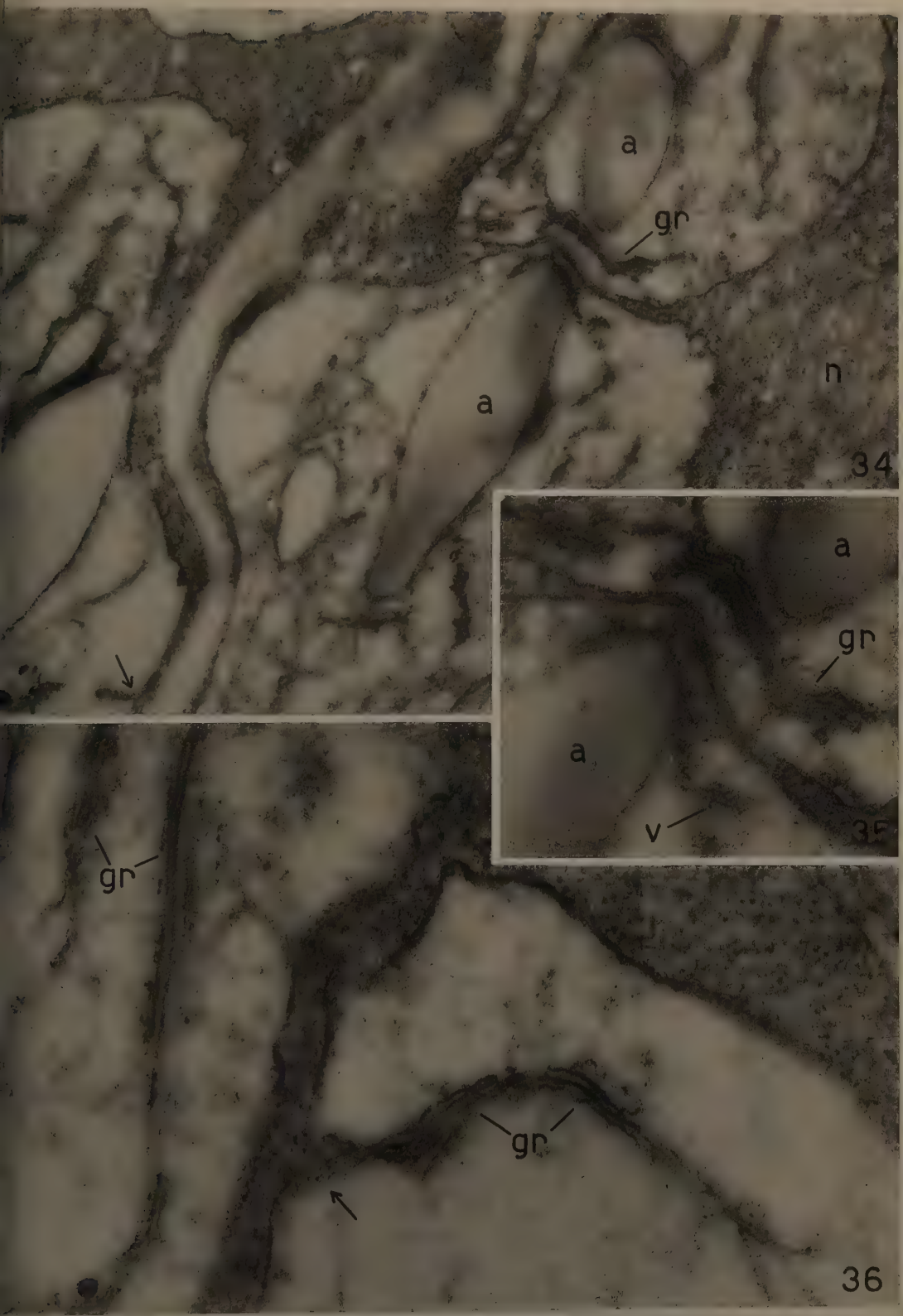


F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

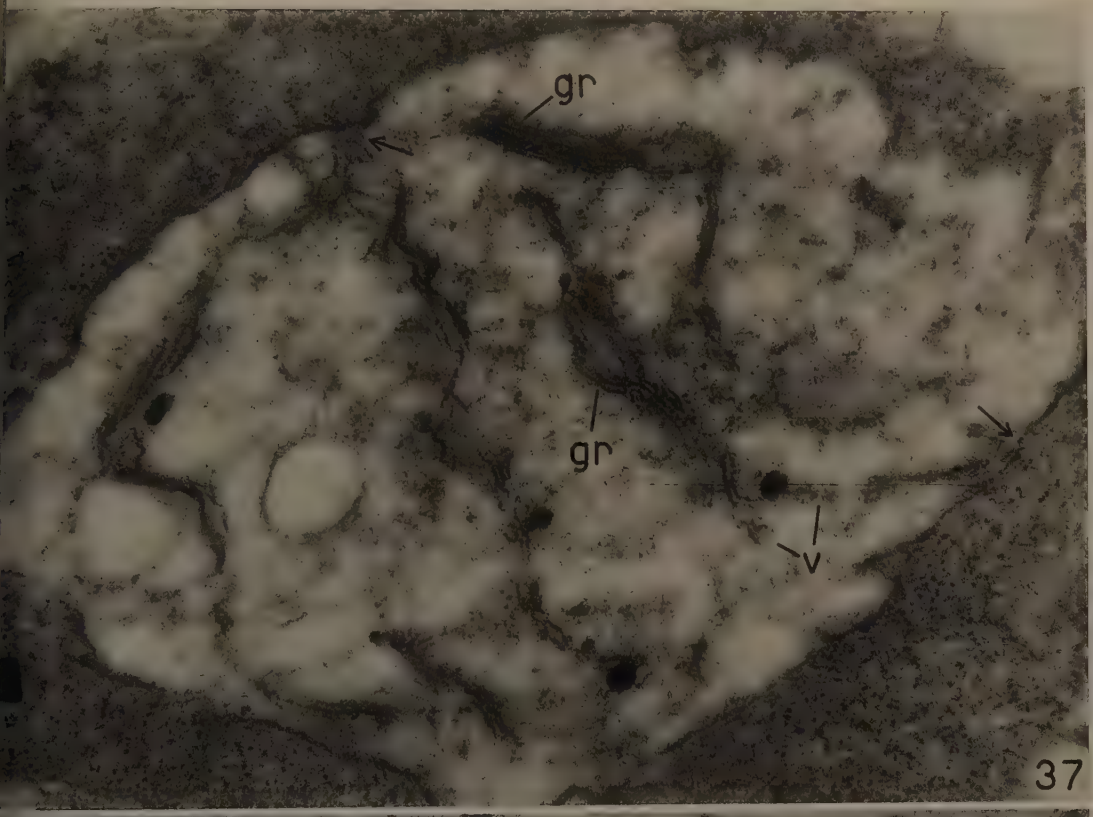


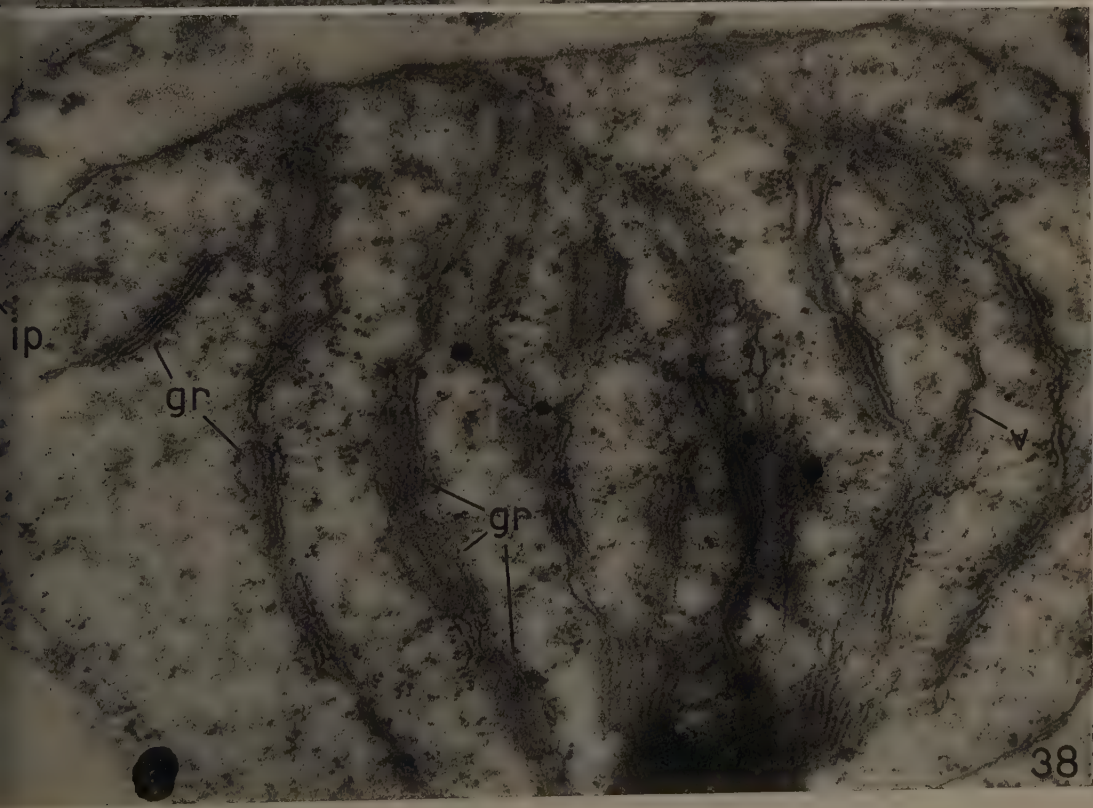


F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

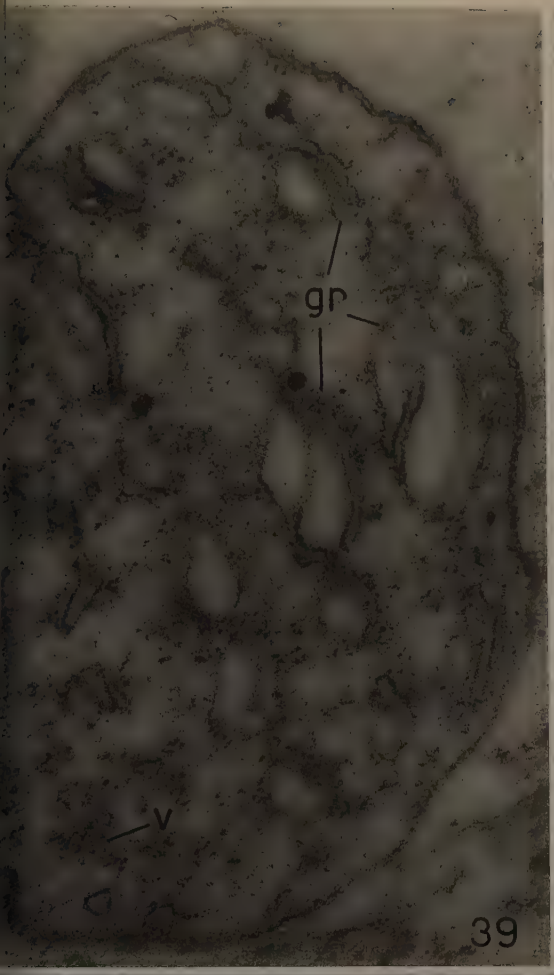


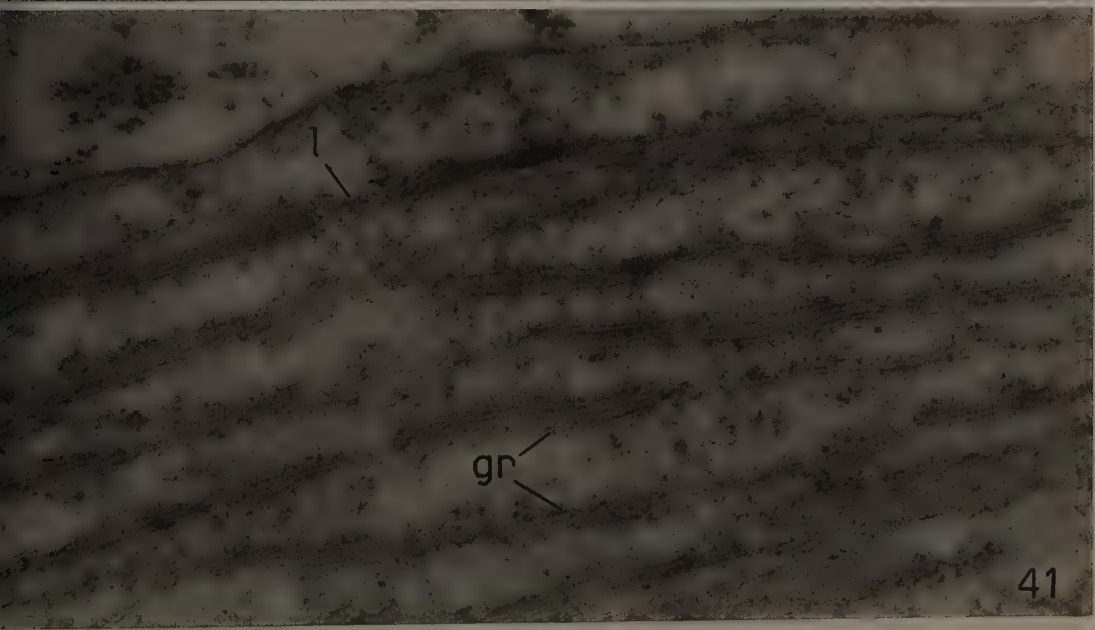
F. M. GEROLA, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



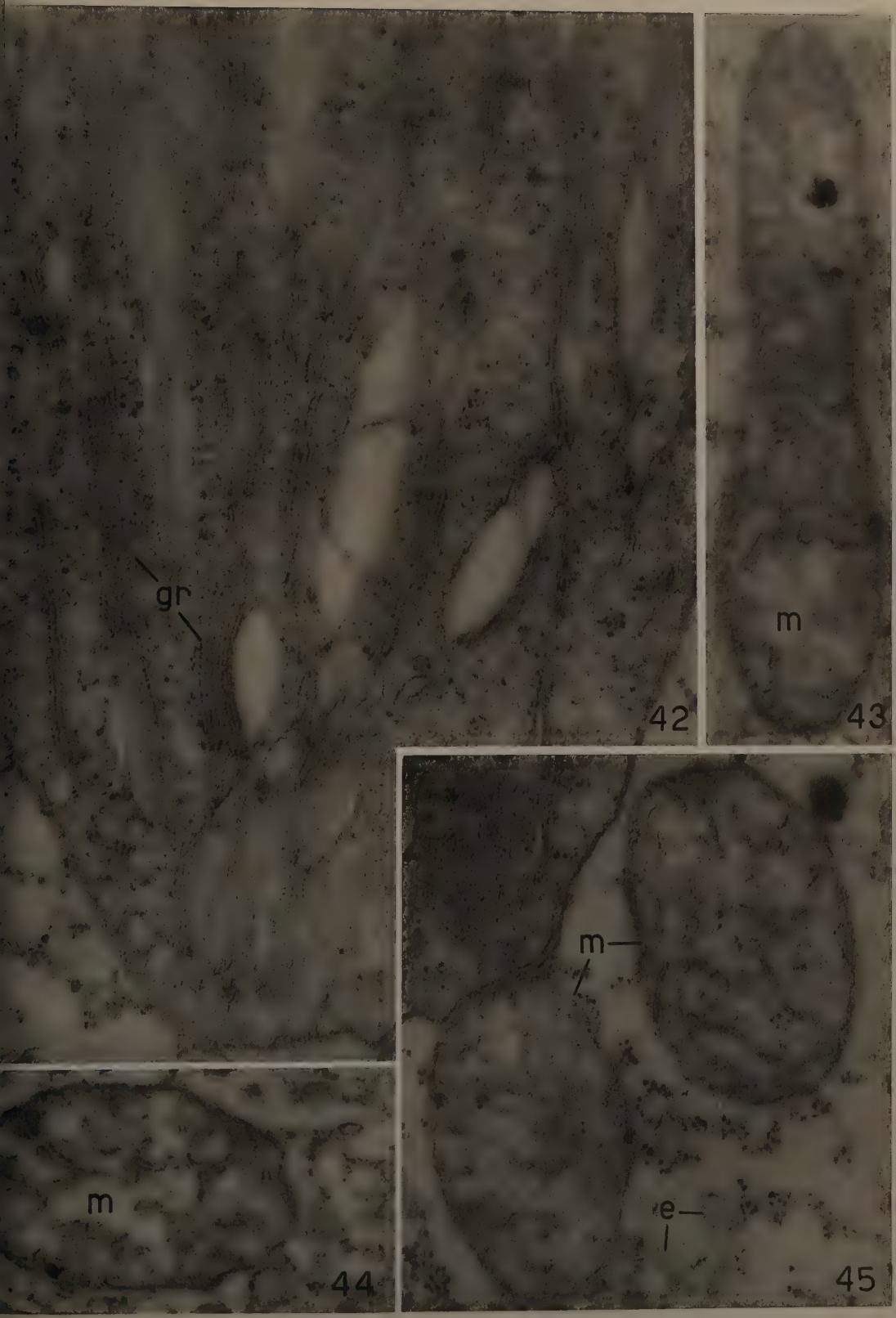


F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

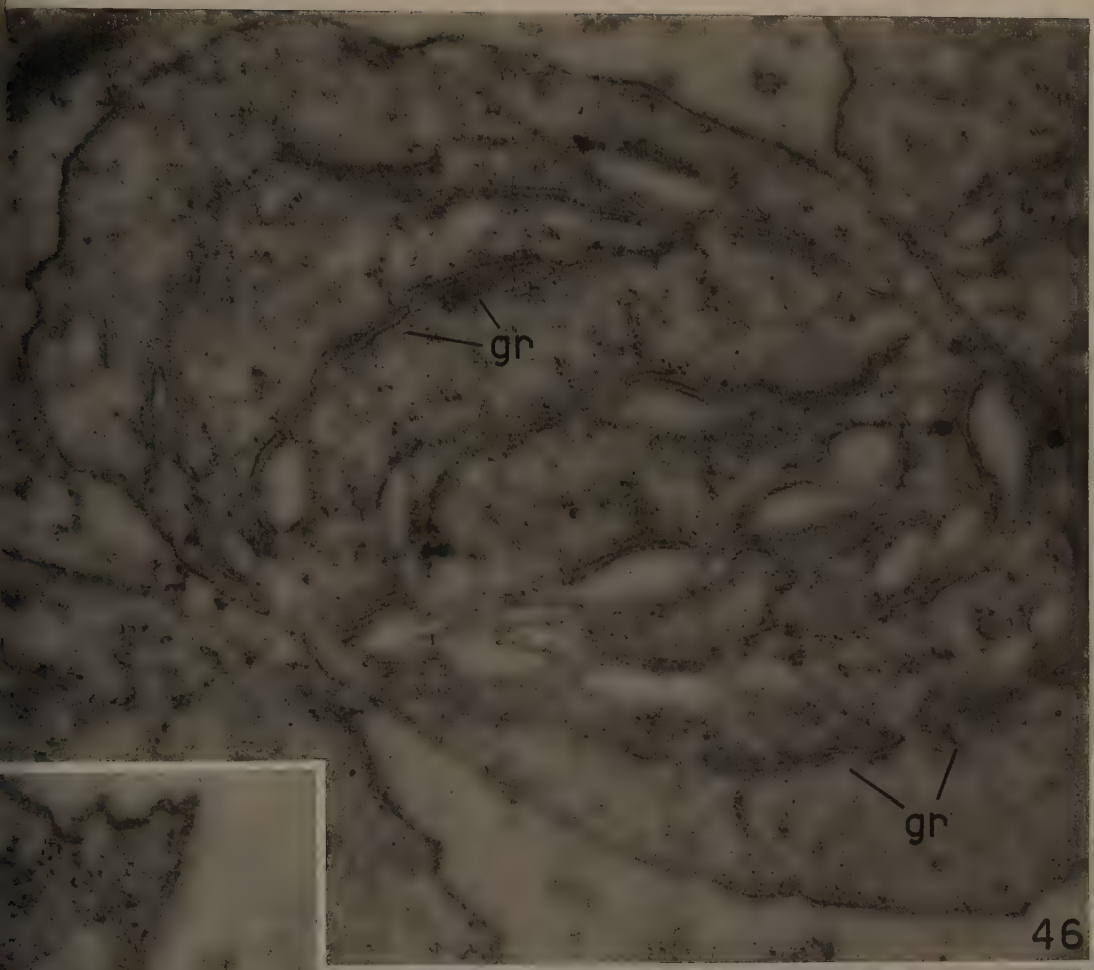


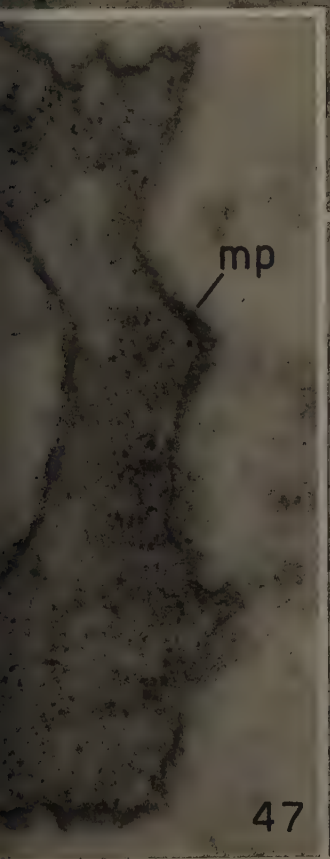


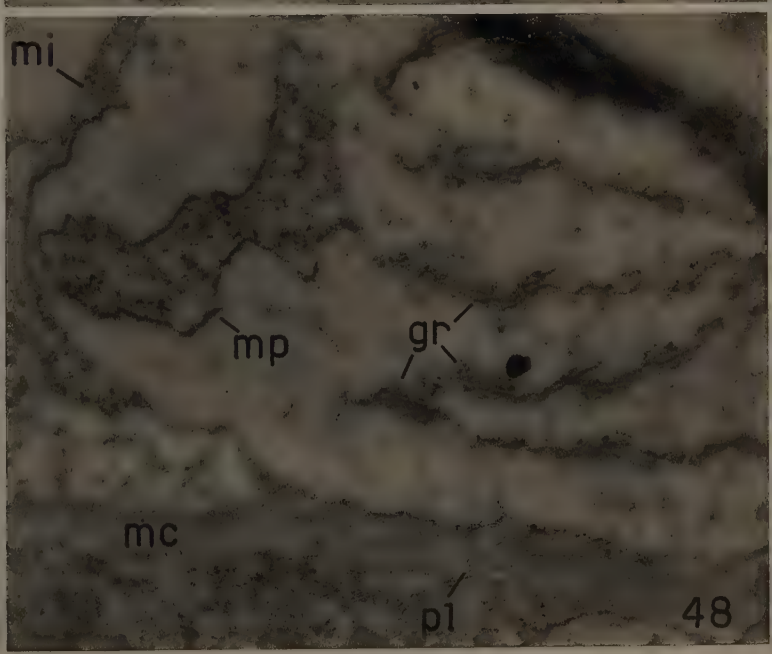
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.



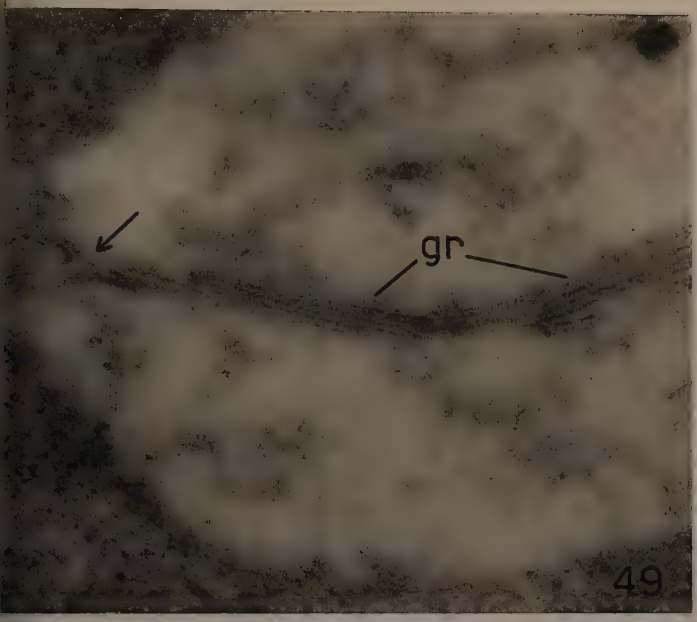
F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

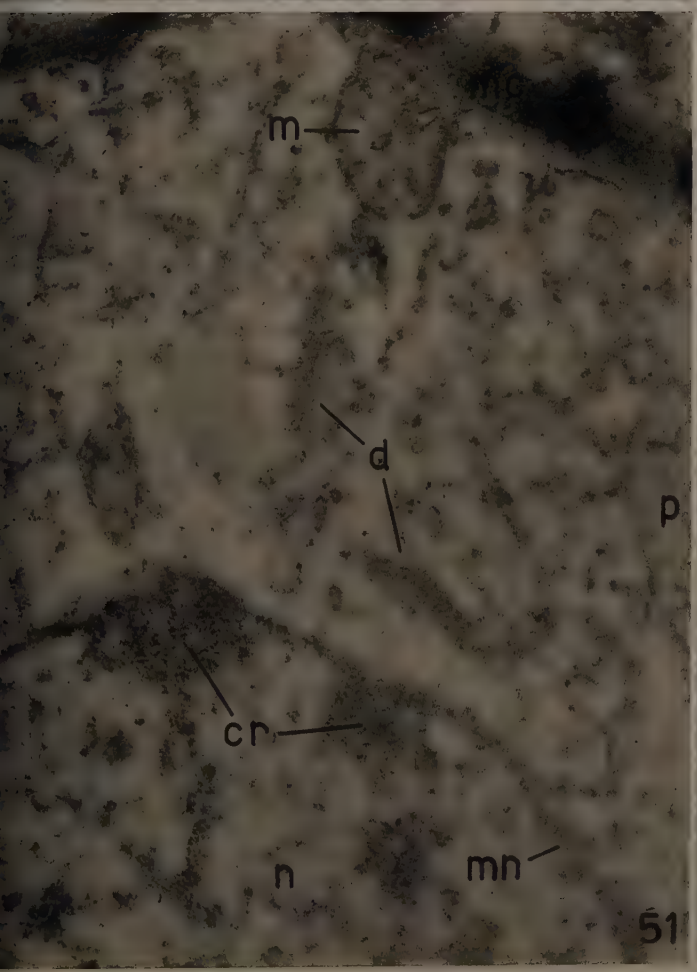


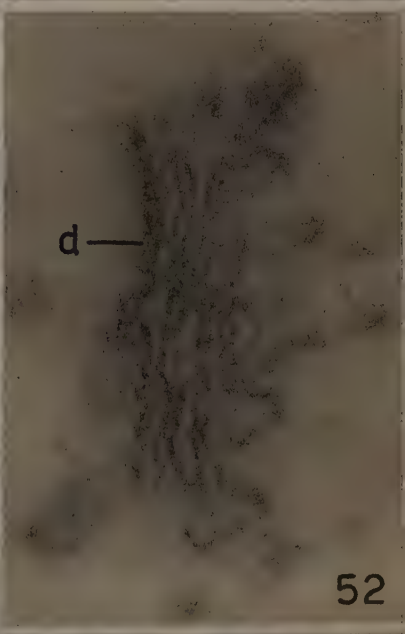


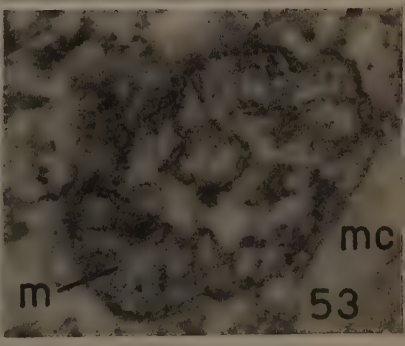


F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.









F. M. Gerola, et al. - Sviluppo dei cloroplasti di Pisello. II.

CHROMOSOMES, HÉTÉROCHROMOSOMES ET CYTOLOGIE COMPARÉE DES CRICETINAE PALÉARCTIQUES *(RODENTIA)*

par

ROBERT MATTHEY *

(avec 36 figures dans le texte)

Reçu le 4 Décembre 1959.

SOMMAIRE

Introduction . . . . . pag. 190

I - Les chromosomes sexuels des Cricetinae paléarctiques . . . . » 200

1) *Historique* . . . . . » 200

2) *Les hétérochromosomes de* Cricetulus griseus, Cricetulus barabensis *et* Cricetus cricetus . . . . . » 202

3) *Les chromosomes de* Allocricetulus curtatus *Allen* . . . . » 210

4) *Les chromosomes de* Phodopus roborovskii *Sat.* . . . . » 214

II - Problèmes généraux . . . . . » 215

5) *Cytologie comparée des* Cricetinae . . . . . » 215

6) *Cytologie comparée, taxonomie et spéciation* . . . . . » 216

7) *Conclusions et résumé* . . . . . » 219

Auteurs cités . . . . . » 221

Introduction

Les Cricetinés paléarctiques, groupe cytologiquement assez homogène, sont définis de ce point de vue par la tendance à une réduction dans le nombre des chromosomes (compris entre 20 et 44) et par des hétérochromosomes X et Y, méta- ou submétacentriques presque isomorphes. Dix espèces ont fait l'objet d'études précises, sept ayant été examinées par moi seul, une par Makino et les deux autres par divers

* Université de Lausanne. Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée. Travail subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

auteurs et par moi-même. Ces deux dernières espèces, *Mesocricetus auratus* Water. et *Cricetulus griseus* M.-E., sont devenues des animaux de laboratoire largement utilisés, *C. griseus* offrant, grâce à son petit nombre diploïde ($2n = 22$), des conditions très favorables pour aborder l'étude de divers problèmes de Cytologie expérimentale et de Cancérologie. Il est donc très désirable de disposer d'une description précise de l'assortiment chromosomique normal, en particulier de pouvoir identifier les hétérochromosomes, non seulement à la méiose, ce qui est aisé, mais encore dans les stades diploïdes, ce qui est rendu difficile par l'isomorphie de l'X et de l'Y. A cette question sera consacrée la première partie de ce travail dans laquelle je présenterai en outre la description des chromosomes de *Allocricetulus curtatus* Allen et de *Phodopus roborovskii* Sat.

La Cytologie comparée de ces Rongeurs sera abordée au cours de la seconde partie, ce qui nous introduira dans des problèmes de nomenclature, de taxonomie et d'évolution.

I - Les chromosomes sexuels des *Cricetinae* paléarctiques

1) *Historique*

Après que Koller (1938) et Pontecorvo (1943) eurent attiré l'attention sur le grand bivalent sexuel de *Mesocricetus* et de *Cricetulus,* la technique de ces deux auteurs ne leur ayant pas permis d'établir correctement le nombre diploïde, Husted, Hopkins et Moore (1945) déterminèrent ce nombre chez le Hamster doré ($2n = 44$) et étudièrent le comportement de l' X et de l' Y chez le ♂, des deux X chez la ♀. Les chromosomes sexuels sont les plus grands éléments, l'un méta-, l'autre submétacentrique et cette identification fut confirmée par Matthey (1952) et, plus récemment par une de ses élèves, Jordan (1959).

Dans son travail de 1952, Matthey donnait en outre la formule chromosomique correcte de *C. griseus* ($2n = 22$) et de *Cricetus cricetus* ($2n = 22$). Influencé par le cas de *Mesocricetus,* il désignait, chez ces deux espèces à 22 chromosomes, la plus grande paire comme sexuelle, sans d'ailleurs apporter beaucoup d'arguments en faveur de cette hypothèse. Il est nécessaire d'intercaler ici quelques remarques de caractère technique : les données les plus sûres étaient obtenues, jusqu'en 1952, par l'analyse d'un matériel fixé au Flemming-Heitz ou au Champy et coloré par l'hématoxyline ferrique ou le Feulgen. Les inconvénients

de cette méthode, outre sa réussite incertaine, étaient la petitesse des figures et de nombreuses superpositions ; son avantage était la finesse de la fixation qui, dans le cas des trois espèces précitées, m'a permis de donner une description précise du complexe sexuel méiotique, singulièrement de mettre en évidence une liaison apparemment chiasmatique de l' X et de l' Y, détail que nul auteur n'a figuré après moi. Cependant, la lenteur dans le travail, inhérente à la méthode des coupes et à une fixation de réussite irrégulière, n'était pas compatible avec l'ampleur de l'enquête de Cytologie comparée que j'entreprenais alors chez les *Muridae*. Aussi, dès 1953, j'adoptais, en la modifiant, la technique proposée par MAKINO et NISHIMURA (1952), utilisant dès lors des « squashes » obtenus après prétraitement hypotonique et fixation acétique, puis colorés par l'hémalun acide ou le Feulgen. Il n'y a plus de contraction et les superpositions sont beaucoup moins nombreuses, mais un nouvel inconvénient apparait : les chromosomes ou les divers segments d'un même chromosome manifestent des degrés d'étirement — ou de spiralisation — différents, ce qui fait que les deux éléments d'une même paire peuvent se présenter avec des longueurs respectives assez inégales et, ce qui est plus grave, ne pas avoir la même morphologie : admettons qu'il s'agisse d'un V symétrique : si un bras est plus étiré que l'autre, le chromosome, de métacentrique qu'il devrait être passe à la configuration submétacentrique. Or, c'est les proportions relatives des bras qui permettent, chez les Cricetinés, de distinguer l' X de l' Y. Théoriquement, l'étirement devrait s'accompagner d'un amincissement permettant de déceler l'artifice ; pratiquement, ce critère n'a pas grande valeur.

J'ajouterai encore qu'il est difficile de savoir si cette spiralisation différentielle préexiste dans la cellule vivante ou si elle est due à la technique d'écrasement. J'ai l'impression que les deux explications interfèrent, surtout lorsqu'il s'agit de stades diploïdes prémétaphasiques où le resserrement de l'hélice ne semble pas être synchrone pour tous les segments chromosomiques. Il est d'autre part certain qu'un traitement préalable à la colchicine amène une contraction généralisée mais qui a le défaut d'atténuer par trop les différences de dimensions et de formes. YERGANIAN (1959) émet à ce sujet des remarques très analogues à celles que j'énonce ici et estime que le facteur technique est le grand responsable des différences enregistrées dans le degré d'étirement des chromosomes ; il fera donc un usage fréquent de la colchicine. La comparaison des figures qu'il donne avec les miennes me donne à penser

que l'analyse morphologique peut être poussée plus loin lorsque l'on a affaire à des chromosomes peu contractés.

Revenons à la brève revue historique que j'esquisse : de 1953 à 1957, j'établis les formules chromosomiques de *Mesocricetus brandti, Phodopus sungorus, Allocricetulus eversmanni, Cricetulus migratorius,* cependant que MAKINO (1951) avait donné celle de *Tscherkia triton*. En 1959, je publie l'analyse relative à *Cricetulus barabensis* et le lecteur trouvera plus bas la description concernant *Allocricetulus curtatus* et *Phodopus roborovskii*.

Cependant, à mesure que le nombre des espèces étudiées augmente (mon propos étant essentiellement l'examen des problèmes posés par la Cytologie comparée), je sens croître mon doute relativement aux identifications de chromosomes sexuels dans les divisions diploïdes que j'avais proposées. Revoyant tout d'abord le cas de *Cricetus cricetus* (1959), et analysant les mitoses dans les deux sexes, je montre que les hétérochromosomes ne sont pas les plus grands éléments mais qu'ils doivent être cherchés parmi les chromosomes de moyenne taille. Et j'atteins la même conclusion en étudiant le mâle de *Cricetulus barabensis*. Dès lors, je m'efforce de me procurer *C. griseus* ♀ que j'obtiens du Dr C. E. Ford (Harwell) et *C. barabensis* ♀ que m'expédiera le Dr N. Worontzoff (Leningrad) auquel j'étais déjà redevable de plusieurs envois et qui m'a encore adressé un ♂ de *Phodopus roborovskii*. Enfin, je confie au Dr M. Jordan la révision du cas de *Mesocricetus auratus,* cette enquête aboutissant à une confirmation des résultats précédemment acquis (1959).

Entre temps, G. YERGANIAN (Boston) éprouvait les mêmes doutes que moi même : dans un travail paru en 1959, il critique avec raison mes contributions de 1952 et 1953 où j'avais désigné comme hétérochromosomes les plus grands éléments de *Cricetus cricetus, Cricetulus griseus* et *C. migratorius,* mais ne cite aucun de mes travaux postérieurs à 1953. L'analyse du mémoire de YERGANIAN sera conduite parallèlement avec l'exposé de mes propres résultats.

2) *Les hétérochromosomes de* Cricetulus griseus, Cricetulus barabensis *et* Cricetus cricetus

Les figures 1 et 2 et les caryogrammes correspondants (figs. 7 et 8) se rapportent à deux cinèses repérées dans la rate de *C. griseus,* l'une chez la ♀, l'autre chez le ♂. Ces deux divisions ont été choisies parmi une vingtaine de mitoses particulièrement claires et représentatives.

Le mode de sériation que j'utilise nous montre 5 paires de métacentriques, 3 paires d'acrocentriques puis 3 couples de petits éléments d'aspect le plus souvent métacentrique. Les dimensions relatives de ces éléments (les dimensions absolues variant beaucoup d'une cellule à l'autre) peuvent être exprimées en millimètres, pour un grossissement de 8960 obtenu par la projection épiscopique des figures 7 et 8.

Paires:	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
Femelle:	303	191	176	154	109	137	76	68	41	39	34
	302	270	168	144	80	111	75	73	42	40	23
Ecart:	1	79	8	10	29	26	1	5	1	2	11
Mâle:	150	114	85	68	64	68	55	54	22	22	19
	168	118	80	73	54	78	59	53	24	18	16
Ecart:	18	4	5	5	10	10	4	1	2	4	3

On remarquera l'influence des facteurs mentionnés ci-dessus — «squashing» et spiralisation différentielle — les écarts de longueur entre chromosomes d'une même paire n'étant en rien caractéristiques d'une paire donnée, comme le montre fort bien l'exemple des couples 1 et 2. Ces écarts ne peuvent donc être utilisés comme indicateurs d'une hétéromorphie réelle.

La comparaison des génomes propres aux deux sexes est intéressante : à cette fin, j'ai pris la moyenne des deux chromosomes de chaque paire pour les figures 1 et 2 (caryogrammes 7 et 8). Pour tenir compte du fait que les chromosomes de la ♀ sont, dans les deux figures considérées, plus longs que ceux du ♂, j'ai calculé les coefficients permettant d'égaliser les chromosomes de la première paire, aisément reconnaissables, en les amenant à une longueur de 10 cm. Tous les chromosomes sont alors multipliés par ces coefficents (3,30 pour la ♀, 6,28 pour le ♂). La figure 12 nous donne le résultat : il est intéressant de noter l'excellente concordance qui n'est rompue que pour les paires acrocentriques 7 et 8. En ce qui concerne ces quatre chromosomes, leur longueur est nettement plus grande chez le mâle que chez la femelle. Les facteurs invoqués plus hauts peuvent donc se manifester au niveau de certains éléments seulement.

Cette sériation est en parfait accord avec celle de YERGANIAN : la figure 13 montre en effet le classement donné par YERGANIAN et ce qu'il devient dans mon système; aucune divergence n'apparait.

Il est maintenant nécessaire d'envisager le cas de *Cricetulus barabensis* (figs. 3-6 et 9-11) où le nombre de chromosomes est de 20 seulement (MATTHEY, 1959). Le matériel utilisé provenait d'un mâle unique et

était représenté par des mitoses spermatogoniales : étant donné la contraction des chromosomes de celles-ci, il était certes possible de constater qu'il n'y avait qu'une seule paire d'acrocentriques, au lieu de trois

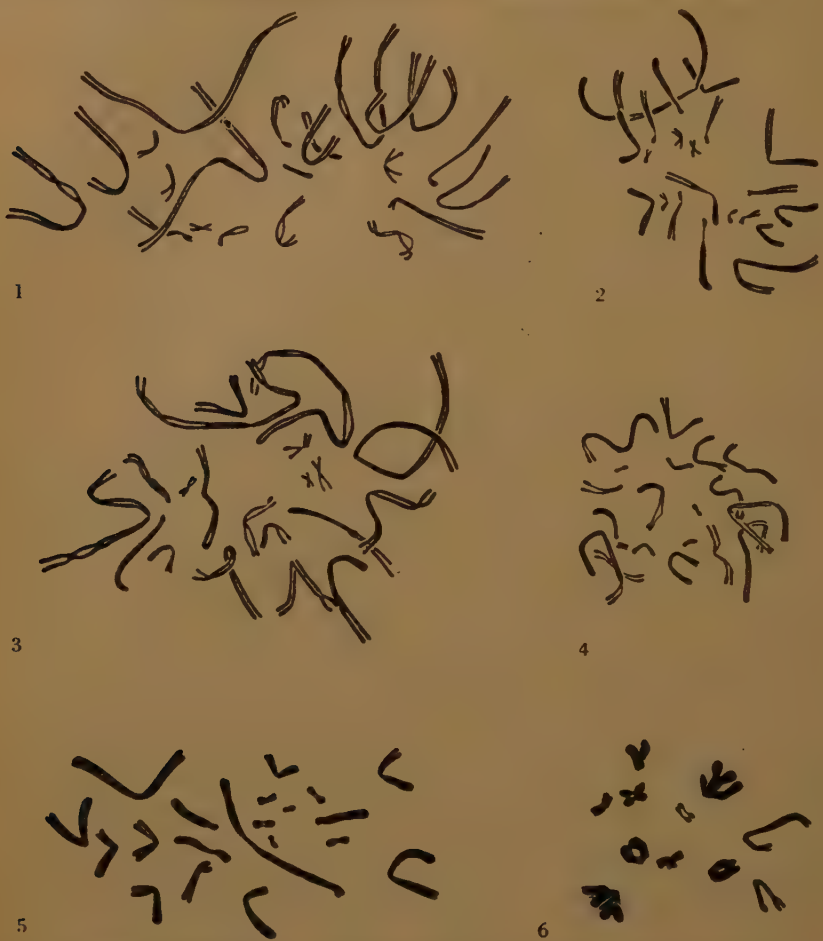


Fig. 1-2 — *Cricetulus griseus*. Fig. 1. Femelle, mitose dans la rate. Fig. 2. Mâle, mitose dans la rate. Fig. 3-6. *Cricetulus barabensis*. Fig. 3. Femelle, mitose dans la rate. Fig. 4. Femelle, mitose dans l'ovaire. Fig. 5. Mâle, mitose spermatogoniale. Fig. 6. Mâle, métaphase I. × 1.800.

chez *C. griseus*, mais non de préciser quelle était la paire qui subsistait. L'examen d'un nouveau ♂ et celui des cinèses de la rate dans les deux sexes montrent clairement que ce sont les quatre acrocentriques les plus petits (paires 7 et 8) de *C. griseus* qui correspondent à la septième

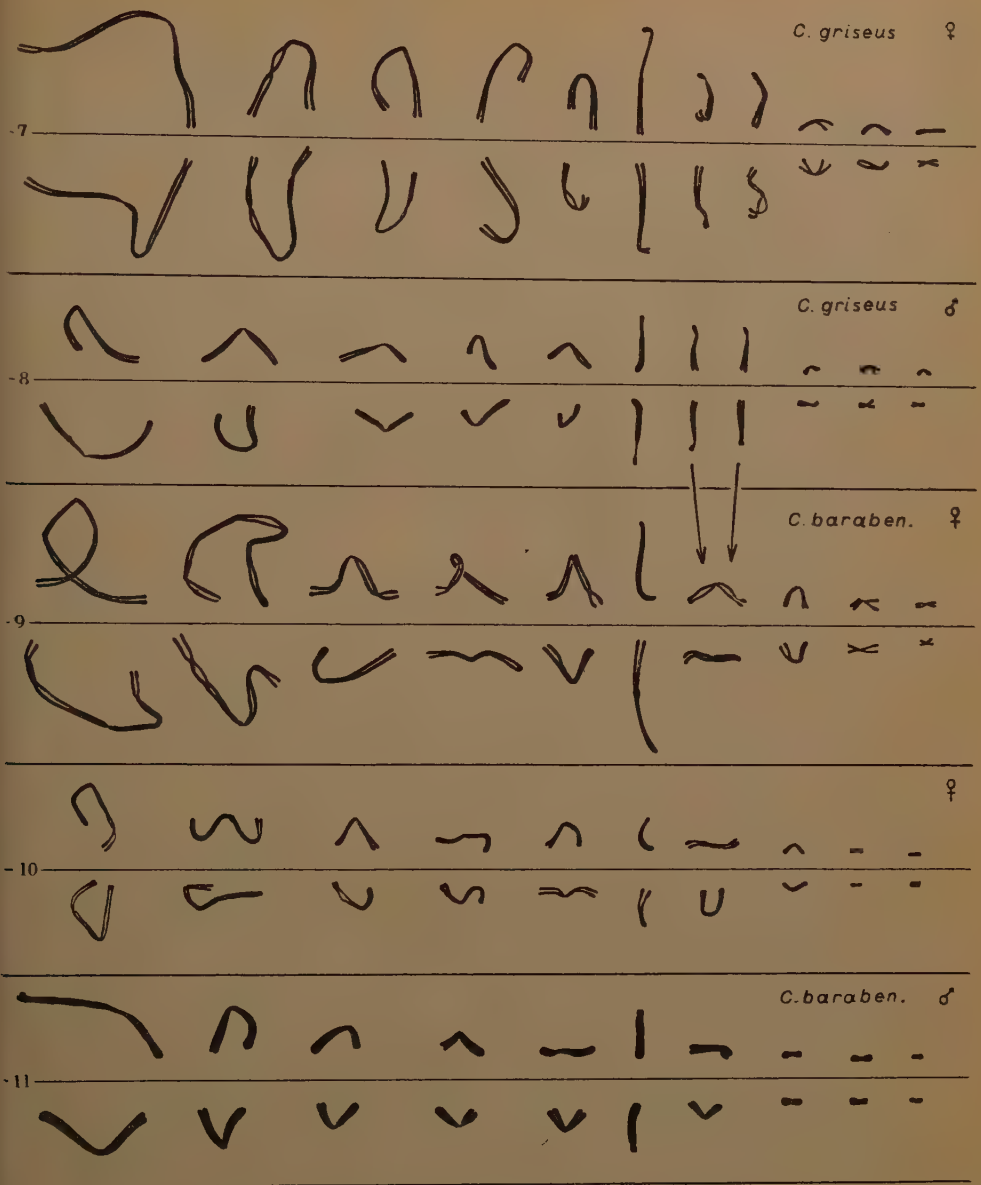


Fig. 7-11 — Sériation des chromosomes chez *Cricetulus griseus*, ♀ et ♂, et chez *Cricetulus barabensis*, ♀ et ♂.

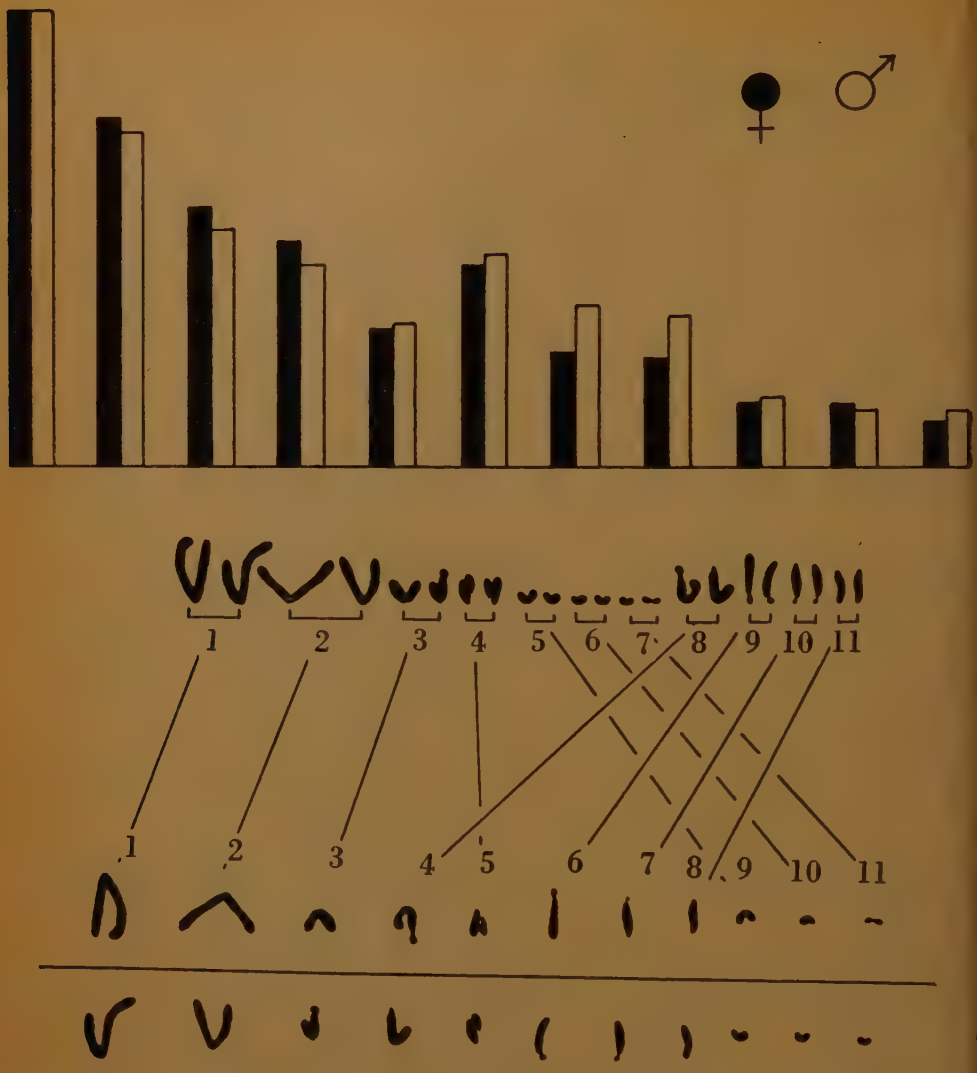


Fig. 12 — Comparaison entre la longueur des chromosomes de *Cricetulus griseus*, chez le ♂ et chez la ♀. Les différences au niveau des paires 7 et 8 ne sont probablement pas significatives.

Fig. 13 — *Cricetulus griseus*. Concordance entre les sériations de YERGANIAN (1959) et de MATTHEY. La rangée supérieure reproduit un caryogramme de YERGANIAN et la rangée inférieure la disposition adoptée ici.

paire métacentrique de *C. barabensis,* laquelle résulte donc d'une fusion centrique (figs. 7-11). Il est dès lors possible de modifier ma sériation de 1959 (fig. 14) en raison de l'homologie des acrocentriques 7 et 8 de *C. griseus* avec l'élément en V que j'avais, chez *C. barabensis,* installé à la 5ème place et qui doit maintenant passer à la 7ème. Il s'ensuit que les hétérochromosomes présumés de *C. barabensis* remontent de la 6ème à la 5ème position. Je rappelle alors les arguments d'après lesquels j'ai considéré cette cinquième paire comme hétérochromosomique : *a*) c'est à son niveau que se manifeste le plus clairement une hétéromorphie : l'un des partenaires est franchement acrocentrique ou submétacentrique, l'autre à la forme d'un V symétrique ; cet argument est singulièrement renforcé par la figure 6 du présent travail où, à la métaphase I, l' X et l' Y ne sont pas associés : or, nous y voyons un métacentrique symétrique et un élément à branches très inégales (rapport des bras = 1/2 à 1/3) ; *b*) de la diplotènie à la métaphase I, et compte tenu de la condensation très marquée des tétrades autosomiques, sa taille permet de placer le complexe sexuel au 6ème rang (classement de 1959) ; dans le système de sériation que j'ai adopté, c'est donc au niveau de la 5ème paire que se placeraient les hétérochromosomes, mais il faut remarquer (figs. 9-11) que les différences de longueur entre les couples 4, 5, 6 et 7 ne sont guère appréciables chez *C. barabensis.* La paire 7 correspondant sans aucun doute aux paires 7 et 8 de *C. griseus* et les hétérochromosomes étant identiques dans les deux espèces, cette paire 7 ne saurait être considérée comme sexuelle. Le couple 6 est exclu en raison de son acrocentrie ; il ne reste donc comme possibilité que 4 et 5, dont les chromosomes sont pratiquement de taille identique chez *C. barabensis* et (voir ma figure 8) chez *C. griseus* ♂. Mon interprétation rencontre donc presque exactement celle de YERGANIAN qui désigne la 4ème paire (selon la sériation de la figure 13 où la 8ème paire de YERGANIAN correspond à la 4ème de mon système) comme sexuelle. En raison des dimensions si voisines des paires 4 et 5, nous pouvons donc affirmer que c'est à l'un de ces deux couples que les hétérochromosomes appartiennent. Voyons alors quels sont les arguments qui font que YERGANIAN choisit la quatrième paire.

Cet auteur, ayant observé dans la descendance d'un mâle irradié une translocation réciproque impliquant un élément de la première paire, et ceci sans que l'aspect du complexe sexuel en soit modifié, démontre définitivement que cette paire n'est pas formée de l' X et de l' Y et écarte ainsi mes conclusions de 1952-53 (auxquelles j'avais déjà renoncé). En faveur de sa conception selon laquelle ce sont les chromo-

somes de sa 8ème paire (la 4ème dans mon système) qui représentent les hétérochromosomes, YERGANIAN invoque les dimensions de ces éléments et le fait que l'un de ces éléments, l'X présumé, présenterait au 2/3

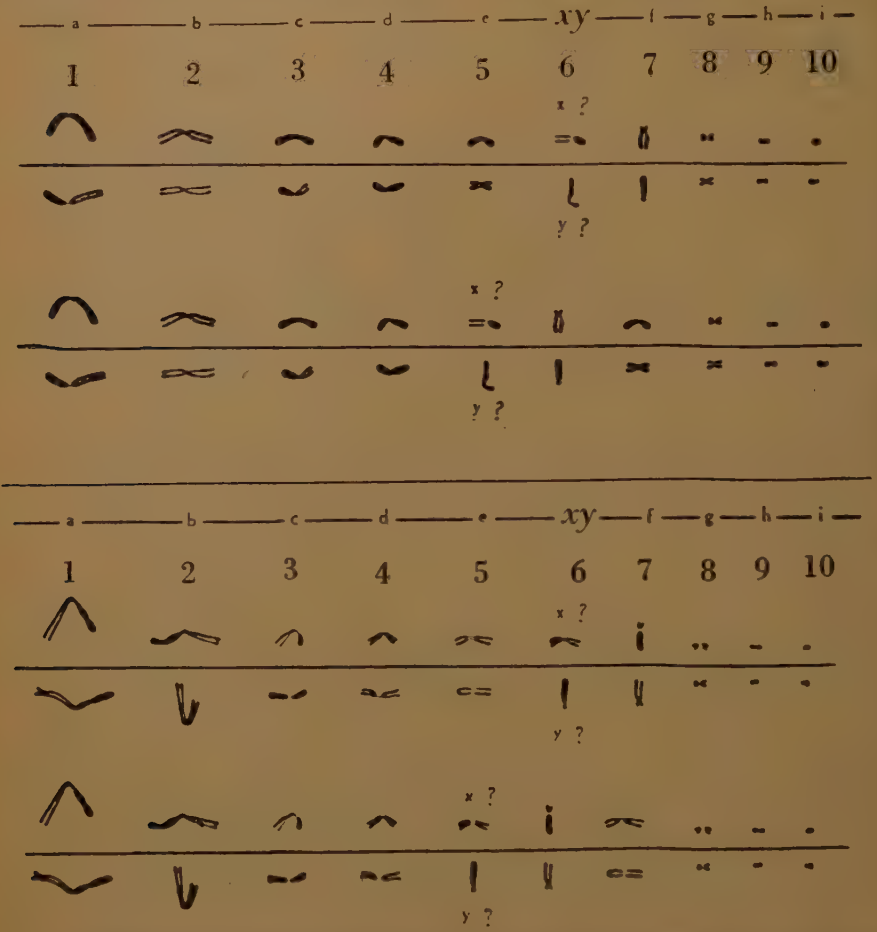


Fig. 14 — *Cricetulus barabensis*. Reproduction de deux caryogrammes de MATTHEY (1959) et leur présentation selon l'ordre adopté dans ce travail. Mitoses spermatogoniales.

de son bras long, à partir du centromère, une constriction secondaire qui correspondrait à un organisateur nucléolaire. Dans mes préparations (figs. 1-4) où l'on peut suivre sur toute leur longueur les deux chromatides d'un même chromosome, rien de semblable n'apparait, mais bien et souvent, au niveau de n'importe quel élément, un reste d'enroulement relationnel pouvant simuler une constriction. Je crois donc ce point

de la démonstration d'YERGANIAN fort douteux, d'autant plus que cet auteur lui-même signale que « in the female, only *one* of the X exhibits a similar constriction ». Cette constatation bizarre le conduit à envisager une hypothèse selon laquelle l'un des X agirait sur l'autre en inhibant la séparation des chromatides, la formation de la constriction secondaire et par là du nucléole. J'ajouterai que, aussi bien dans son travail de 1959 que dans une note récente de KATO, REI et YERGANIAN (1959), nous trouvons une description compliquée de l'X et de l'Y, description qui comporte plus d'hypothèses que d'observations réelles. En se reportant à mon travail de 1952 (matériel fixé au Flemming-Heitz), le lecteur y trouvera le résultat de mes constatations d'alors et, singulièrement, la façon dont s'associent l'X et l'Y à la méiose par un mécanisme d'apparence chiasmatique. Il y trouvera en outre plusieurs figures montrant qu'il n'y a pas de constance dans le degré d'hétérochromatie des divers segments. J'avoue ne pas comprendre ce qu'ajoutent à nos connaissances sur les chromosomes sexuels des notions aussi gratuites que celles de « synaptic position effect » qui devrait rendre compte de l'union de l'X et de l'Y, ou du rôle d'« activator » ou de « controller » que jouerait le 1/3 distal du bras court de l'Y.

Je rappellerai encore que, chez *Cricetus cricetus,* j'ai éliminé dans ma révision de 1959 la possibilité que les chromosomes sexuels fussent représentés par les plus grands éléments. Je reproduis ici deux caryogrammes extraits du travail précité mais en modifiant la sériation pour la mettre en accord avec celle que j'ai adoptée ici. En raison de la ressemblance parfaite de ces caryogrammes avec ceux de *C. griseus,* il est vraisemblable que, dans le cas de *C. cricetus,* c'est encore au niveau des couples 4 ou 5 que doivent être cherchés les hétérochromosomes.

En résumé, YERGANIAN et moi-même sommes arrivés à la conclusion que c'est, chez *Cricetulus griseus,* soit la 4ème, soit la 5ème paire de chromosomes qui est formée de l'X et de l'Y. Ces deux paires étant constituées par des éléments de taille voisine et, par la même, difficiles à distinguer, je souscris pleinement à la conclusion de YERGANIAN : « Experimental proof of the actual sex chromosomes remains to be demonstrated ». Il est certain que les paires 1, 2, 7, 8, et les trois petits couples, 9, 10, 11 ne peuvent pas être considérées comme hétérochromosomiques.

Si maintenant, nous examinons l'ensemble des *Cricetinae* paléarctiques dont la formule chromosomiale nous est connue, nous avons le tableau suivant : *Cricetus cricetus* ($2n = 22$), *Cricetulus griseus* ($2n = 22$) et *Cricetulus barabensis* ($2n = 20$) ont des hétérochromosomes for-

mant la 4ème ou la 5ème paire. L'identification des chromosomes sexuels de *Cricetulus migratorius* ($2n = 22$), *Allocricetulus eversmanni* ($2n = 26$), *Phodopus sungorus* ($2n = 28$) — ces espèces ayant été étudiées par MATTHEY (1953, 1957) et le cas des *Phodopus* repris plus bas — et des *Tscherkia triton* ($2n = 30$, MAKINO, 1951) est à revoir. Chez *Mesocricetus auratus* ($2n = 44$), les chromosomes sexuels sont bien, conformé-

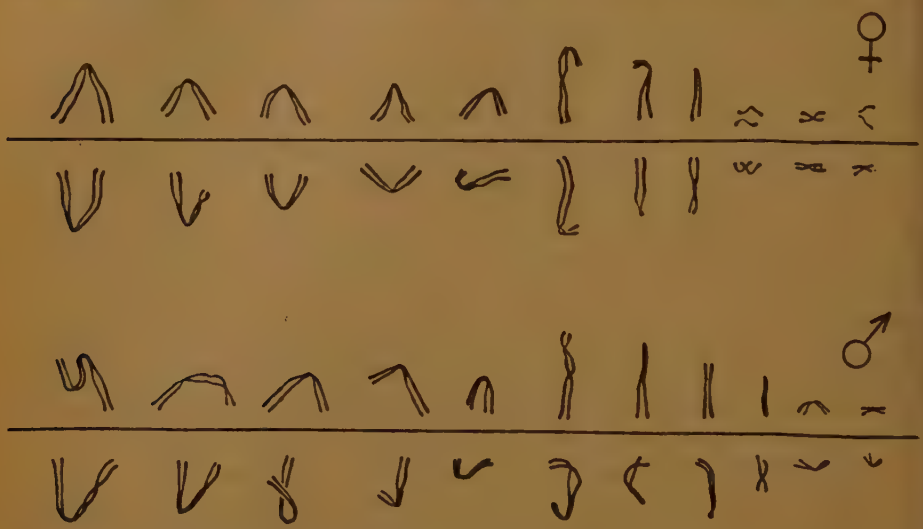


Fig. 15 — *Cricetus cricetus*. Deux sériations (♂ et ♀, mitoses de la rate) établies par MATTHEY (1959) dans une présentation conforme à l'ordre adopté ici.

ment aux données plus anciennes, les plus grands éléments du génome (JORDAN, 1959), alors que chez *M. brandti* ($2n = 42$, MATTHEY, 1953, 1959), nous n'avons pas de données certaines.

3) *Les chromosomes de* Allocricetulus curtatus *Allen*

Dans les divisions spermatogoniales (figs. 21-23) comme dans les mitoses de la rate (fig. 24), il est aisé de compter 20 chromosomes. Ce nombre est confirmé par l'analyse des métaphases II, abondantes dans mon matériel, et dont la figure 20 donne un exemple.

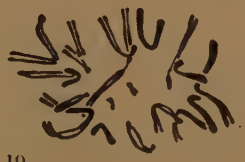
Chez la femelle, il y a également 20 chromosomes, comme le montrent les figures 16 à 19.

Les caryogrammes correspondants illustrent, comme dans le cas des espèces précédentes, combien il est difficile d'identifier l' X et l' Y

16

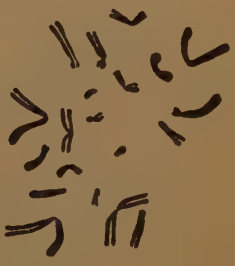
17

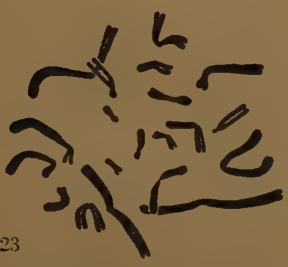
18


19

20

21


22


23

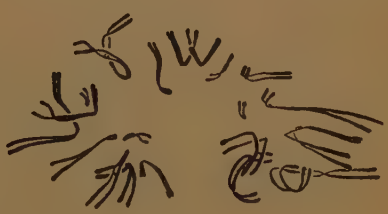

24

Fig. 16-24 — *Allocricetulus curtatus*. Fig. 16-19. Femelle, mitoses dans la rate. Fig. 20. Mâle, métaphase II. Fig. 21-23. Mâle, mitoses spermatogoniales. Fig. 24. Mâle mitose dans la rate. × 1.800.

ou les deux X dans les divisions diploïdes. Les sériations des figures 30, 31 et 32 (♂) manifestent l'existence d'une 5ème paire assez nettement hétéromorphe et formée d'un V symètrique et d'un submétacentrique, mais ce n'est pas le cas pour la figure 29. Et chez la femelle où toutes

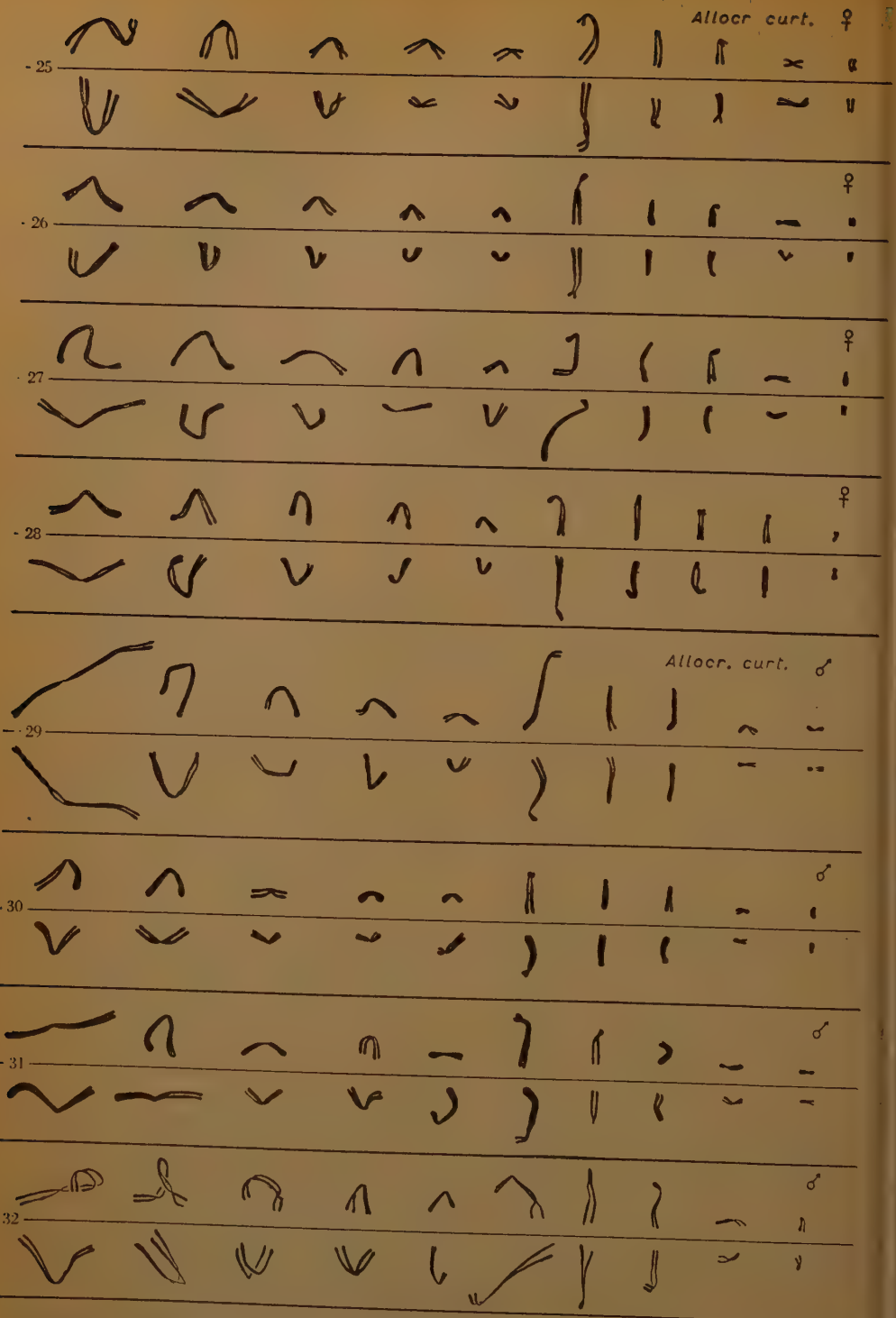


Fig. 25-28 — *Allocricetulus curtatus.* Sériation des chromosomes chez la ♀. Fig. 29-32. *Allocricetulus curtatus.* Sériation des chromosomes chez le ♂.

les paires devraient être homomorphes, on constate que la 4ème paire (figs. 25, 26, 27, 28) et la 5ème (fig. 27) groupent des éléments assez dissemblables pour que, si l'on avait affaire à des divisions empruntées au mâle, on soit enclin à les considérer comme des chromosomes sexuels. C'est donc surtout par analogie avec le cas de *Cricetulus griseus* que je

Fig. 33-34 — Fig. 33. *Phodopus songorus*. Mitose spermatogoniale. Fig. 34. *Phodopus roborovskii*. Mitose dans la rate. × 1.800.

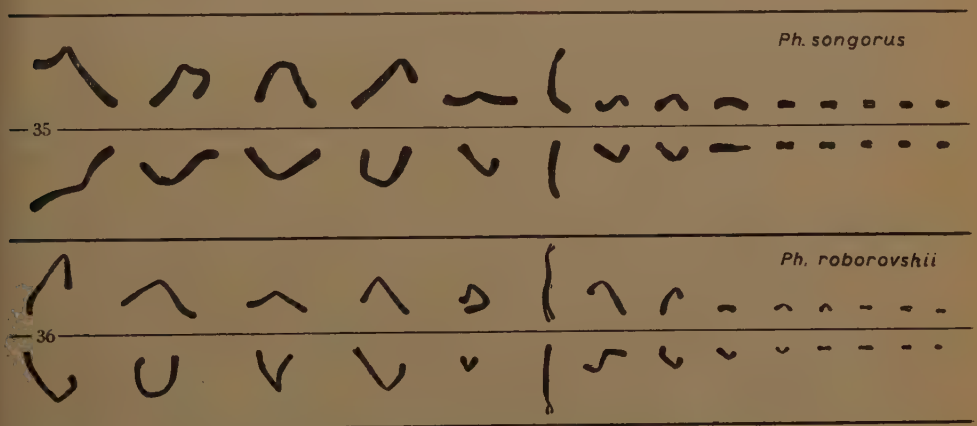


Fig. 35-36 — Sériation des chromosomes de *Phodopus songorus* (Fig. 35) et de *Phodopus roborovskii* (Fig. 36).

considère comme très vraisemblable que la 5ème paire est hétérochromosomique.

Ceci nous amène à comparer les génomes de *A. curtatus* et de *A. eversmanni* : cette dernière espèce possède 26 chromosomes (Matthey, 1957) mais j'ai disposé de trop peu de cinèses pour arriver à un classement pleinement satisfaisant. Il y a, chez *A. eversmanni*, quatre grands

chromosomes métacentrique, alors qu'il y en a dix chez *A. curtatus*. Le nombre fondamental est probablement le même et égal à 30. Notons au passage que les 30 chromosomes de *Tscherkia triton* (Makino, 1951) sont tous acrocentriques. Il semble donc que les deux *Allocricetulus* diffèrent essentiellement par des fusions centriques. Il est également intéressant de comparer *A. curtatus* avec *Cricetulus barabensis,* doté, lui aussi de 20 chromosomes. La comparaison des caryogrammes nous permet d'affirmer que les 8 premières paires (5 de métacentriques, 3 d'acrocentriques) sont morphologiquement très semblables chez les deux espèces. Par contre, *A. curtatus* ne possède que quatre petits chromosomes, alors que *C. barabensis* en a six. Le couple disparu correspondait-il à des fragments centriques issus de fusions centriques et génétiquement sans importance, ce que j'ai supposé en 1957, est-il au contraire transloqué sur une autre paire d'autosomes, c'est là une question actuellement insoluble.

4) *Les chromosomes de* Phodopus roborovskii *Sat.*

J'ai décrit (1957) les chromosomes de *Phodopus songorus* qui sont au nombre de 28. Ce nombre est le même chez *P. roborovskii* et, reprenant le matériel étudié en 1957, j'ai procédé à une comparaison minutieuse des chromosomes dans les deux espèces. Comme je l'ai dit plus haut, j'avais, dans le travail précité, proposé une sériation des éléments et une identification des chromosomes sexuels qui demandaient à être précisées.

En ce qui concerne ce dernier point, l'examen des figures 33 à 36 montre qu'il n'est pas possible d'être affirmatif : aucune paire n'est franchement hétéromorphe et l'X ne semble pas devoir être cherché parmi les huit chromosomes les plus grands. Peut-être appartient-il à la 5ème paire, attribution qui serait en bon accord avec les conclusions atteintes chez *Cricetulus,* également avec les dimensions du complexe sexuel au cours de la première division méiotique.

Du point de vue de la morphologie chromosomique, il n'est pas possible, à l'échelle de l'observation microscopique, de mettre en évidence des différences caractéristiques entre les deux espèces de *Phodopus* : les sériations relatives sont superposables (figs. 35 et 36) qui peuvent se décomposer de la manière suivante : 5 paires de V aux dimensions progressivement décroissantes sont suivies par un couple de grands acrocentriques ; nous trouvons ensuite 6 méta- ou submétacentriques dont la taille médiocre accuse un déclin graduel en passant d'une

paire à la suivante, enfin 10 très petits éléments dont le type d'attachement est, en raison de leurs dimensions exigües (de 1,4 á 0,8γ), difficile à preciser.

II - Problèmes généraux

5) *Cytologie comparée des* Cricetinae

Le fait dominant : chez *Cricetus cricetus, Cricetulus barabensis, Cr. griseus, Cr. migratorius, Allocricetulus curtatus,* les six premières paires de chromosomes (par ordre de taille) sont morphologiquement très semblables et sont constituées par 10 V de longueur assez régulièrement décroissante d'un couple au suivant et par deux grands éléments acrocentriques. Ces 12 chromosomes, représentant 22 bras principaux, peuvent subir des remaniements de nature robertsonienne (dislocation d'un métacentrique en deux acrocentriques) chez *Tscherkia triton* (Makino, 1951) et vraisemblablement chez *Allocricetulus eversmanni.* La seconde partie de l'assortiment diploïde est beaucoup plus hétérogène et se compose de huit (*Cr. barabensis, Allocricetulus curtatus*), quatorze (*Allocr. eversmanni*) ou seize (*Phodopus*) chromosomes, cette variété ne s'expliquant pas par des fusions centriques ou par des processus inverses.

Ce groupe de *Cricetinae* dont les nombres diploïdes sont égaux ou inférieurs à 30 doit certainement avoir puisé son origine dans des formes chromosomiquement plus « normales » (cf. Matthey, 1959) dont les *Mesocricetus* à 42 et 44 éléments sont des exemples. Le mécanisme de cette dérivation devrait être cherché, comme dans le cas des *Microtinae* à 17 chromosomes, dans une série de translocations réciproques alternant avec des inversions péricentriques (Matthey, 1957).

On peut, d'après la figure 12, mesurer les fractions respectives du génome qui correspondent respectivement à la partie stable (5 V plus 1 I) et à la partie labile de celui-ci, la première représentant le 77%, la seconde le 23% de la longueur totale des chromosomes. Il me semble intéressant de rappeler que chez les *Chamaeleontidae* (Lacertiliens), j'ai mis en évidence (1957) une distribution très semblable : sur 20 espèces étudiées, les nombres diploïdes sont compris entre 20 et 36 : chez 19 espèces, il y a une fraction stable, formée de chromosomes métacentriques au nombre de 12 et morphologiquement pareils chez toutes ces espèces et cette fraction va du 68% au 85% de la longueur totale

des chromosomes; le reste de la série, est constituée d'éléments très variables de forme, de grandeur et de nombre.

J'ai en outre étudié quatre autres espèces dont trois entrent dans le schéma exposé ci-dessus. Sur 24 représentants de la famille, je n'ai donc rencontré que deux exceptions, d'ailleurs à caryogrammes identiques, et qui se distinguent du cas général par une tendance accentuée à la submétacentrie des grands chromosomes, celle-ci pouvant être imputée à des inversions péricentriques génératrices de bras inégaux.

Le rapprochement de deux groupes fort éloignés de Vertébrés nous conduit donc à considérer que de grands chromosomes manifestent une stabilité évolutive plus marquée, à l'échelle de l'observation microscopique, que des éléments plus petits. Le seul type fréquent de changement des grands éléments est la fusion centrique ou son inverse (MATTHEY, 1954; WHITE, 1954) alors que les processus robertsoniens ne se manifestent guère chez les petits chromosomes dont l'évolution ne se peut concevoir qu'en faisant appel à toute la gamme des mécanismes connus de transformation.

6) *Cytologie comparée, taxonomie et spéciation*

Envisageons tout d'abord le point de vue taxonomique pur, c'est à dire fondé uniquement sur l'étude morphologique de spécimens de musées et tel que nous le trouvons, par exemple, dans la monographie classique d'ELLERMAN (1941). Je ne considérerai, dans le système de l'auteur anglais que les genres et les espèces traités dans ce travail.

Genres	Sous-genres	Espèces
Cricetulus	*Cricetulus*	*C. barabensis barabensis* Pallas *C. barabensis griseus* M. E. *C. migratorius* Pallas
	Allocricetulus	*C. eversmanni eversmanni* Brandt *C. curtatus* Allen
	Tscherskia	*C. triton* Winton
Phodopus		*P. roborovskii* Sat. *P. songorus* Pallas
Cricetus		*C. cricetus* L.
Mesocricetus		*M. auratus auratus* Water. *M. auratus brandti* Nehr.

Le système d'ELLERMAN et MORRISON-SCOTT (1951) ne diffère de celui-ci que sur deux points : l'ordre des genres *Cricetus* et *Mesocricetus* est inversé et *C. (Allocricetulus) curtatus* devient une sous-espèce de *C. eversmanni*. La première de ces deux modifications semble peu heureuse si elle prétend traduire les affinités intergénériques : en effet, nous avons vu que les *Mesocricetus* forment un genre cytologiquement éloigné des autres et que nous placerions en tête, puisque de formule plus primitive.

De ce genre *Mesocricetus*, deux formes ont été étudiées cytologiquement : j'ai montré (*passim*, 1953-59) que les arguments cytologiques (différence entre les nombres diploïdes) comme les arguments biologiques (infructueuses tentatives de croisement) militaient en faveur de l'indépendance spécifique de *M. brandti* qu'AHARONI rattachait d'ailleurs à *M. raddei* Nehr., cette dernière espèce étant admise par ELLERMAN mais ravalée, elle aussi au rang de sous-espèce de *M. auratus* par ELLERMAN et MORRISON-SCOTT.

Pour WORONTZOFF (communication d'un travail encore inédit), la situation est la suivante : *M. raddei* diffère morphologiquement d'une manière nette des autres *Mesocricetus* avec lesquels il est partiellement sympatrique, cependant que ses exigences écologiques sont autres, ce qui se traduit par une « allobiotopie » caractéristique. *M. auratus* et *M. brandti* sont par contre très voisins : les différences morphologiques et écologiques sont faibles et les aires géographiques probablement disjointes (vicariance). En admettant que mes observations impliquent un isolement génétique, nous serions en présence d'une spéciation ayant atteint ce que WORONTZOFF considère comme son deuxième stade. Un exemple analogue de ce deuxième stade nous est offert par *Allocricetulus eversmanni* et *A. curtatus* dont les différences cytologiques sont très accusées ($2n = 26$ et 20) et témoignent d'un isolement génétique certain : morphologiquement et écologiquement, ces deux formes sont très proches alors que la vicariance géographique est totale : *A. eversmanni* occupe une aire étirée de part et d'autre du 50ème degré de latitude et comprise entre le 45ème et le 85ème degré de longitude, alors que *A. curtatus* le relaye à partir du 90ème et jusqu'au 115ème degré de longitude.

Pour l'auteur russe, le premier stade de spéciation peut être illustré par le couple *Cricetulus barabensis barabensis / Cricetulus b. griseus*. Nous avons vu que ces deux formes diffèrent par une seule fusion

centrique, les nombres diploïdes respectifs étant de 20 et de 22. Pour des raisons que j'ai discutées antérieurement (1957, 1959) j'estime qu'une différence dans le nombre de chromosomes justifie un statut spécifique aussi longtemps qu'une panmixie totale des deux formes considérées n'a pas été mise en évidence. Je suis donc enclin à admettre un isolement génétique des deux *Cricetulus* et WORONTZOFF admet ce point de vue. Selon les données contenues dans le travail précité, l'aire géographique de *C. barabensis* est disjointe de celle de *C. griseus;* cette dernière est comprise entre les 35ème et 40ème degrés de latitude et s'étend du le 5ème au 125ème degrés de longitude et couvre donc une grande partie de la Mongolie. *C. barabensis* n'atteint qu'au nord-ouest le 40ème degré de latitude et son aire s'étire essentiellement entre le 42ème et le 50ème degré, jusqu'à l'extrémité occidentale des Monts de l'Altaï; une seconde aire, moins importante, forme un triangle entre l'Irtish et l'Ob, au nord du Lac Balkash. Ce n'est qu'au fond de la Baie de Corée, à l'ouest de Port-Arthur, que les deux aires se rencontrent. Les deux *Cricetulus* ne sont donc pas sympatriques ou ne le sont que dans la zône de contact très étroite dont les populations seraient intéressantes à analyser. En ce qui concerne *C. barabensis,* les sujets que j'ai étudiés avaient été capturés aux deux extrémités de l'aire principale, sur le 50ème degré de latitude, en deux stations distantes de 2.500 km. environ. Il est donc probable que la formule chromosomique est partout semblable dans la grande aire. Quant aux *C. griseus* de Harwell, ils proviennent, comme ceux que j'avais examinés en 1951-52 de la souche mongolienne élevée aux Etats-Unis par M. V. Schwentker. Il est évidemment difficile de décider si nous avons affaire à des sous-espèces ou à des espèces : en absence de données sur l'hybridation, je continuerai à considérer, comme je l'ai fait précédemment, qu'à des formules chromosomiales différentes correspondent des espèces distinctes et j'éleverai, tout au moins provisoirement *C. griseus* au rang d'espèce. En ce qui concerne des différences d'ordre morphologique, WORNOTZOFF n'en trouve guère et il ne semble pas que les exigences écologiques soient dissemblables : pour ces raisons l'auteur russe considère les deux formes comme correspondant à deux sous-espèces.

Le cas des *Phodopus* entre dans une troisème catégorie : les caractères morphologiques permettant de distinguer *P. songorus* et *P. roborovoskii* sont très accusés : la seconde de ces espèces a un facies désertique dû à une coloration cryptique aux nuances de sable, la première

ne montrant rien de pareil. La structure du tube digestif diffère elle aussi, et traduit, chez *P. roborovskii* une adaptation à une nourriture sèche et ligneuse. Ecologiquement, les deux espèces diffèrent par leurs biotopes respectifs, *P. songorus* recherchant les sols humides alors que son congénère hante les zônes désertiques. Mais, étant donné le fait que les aires de distribution sont largement superposées, il est clair que l'isolement génétique existe, en dépit du fait que je n'ai pu mettre en évidence la moindre différence d'ordre chromosomique. Une telle situation n'est d'ailleurs pas rare chez les Rongeurs, par exemple dans le genre *Clethrionomys*. Ajoutons que, pour WORONTZOFF, le cas des deux *Phodopus* trouve son pendant dans celui des *Mesocricetus, M. raddei* et *M. brandti*.

Cette analyse nous montre bien combien sont nuancés les processus de la spéciation tels que nous les manifestent les divers *Cricetinae* paléarctiques. Elle tend également à confirmer le point de vue que j'ai soutenu dans un travail récent, à savoir que les grandes mutations chromosomiques, celles que le microscope nous permet de déceler, ne sont pas forcément à l'origine du processus, mais qu'elles peuvent intervenir tardivement, comme un mécanisme de sécurité se superposant à l'isolement génétique établi au préalable. Que cet isolement chromosomique ne soit pas indispensable résulte notamment de la persistance de formules chromosomiales morphologiquement identiques dans des espèces parfaitement caractérisées.

7) *Conclusions et résumé.*

1) Ce travail décrit la formule chromosomique de deux *Cricetinae* paléarctiques : *Allocricetulus curtatus* Allen ($2n = 20$) et *Phodopus roborovskii* Sat. ($2n = 28$).

2) L'auteur est d'accord avec YERGANIAN (1959) de rejeter l'identification des hétérochromosomes qu'il avait proposée en 1952 pour *Cricetulus griseus*. Les chromosomes sexuels ne sont pas les plus grands éléments mais appartiennent à la 4ème ou à la 5ème paire. En raison de l'isomorphie de l'X et de l'Y, une confirmation expérimentale serait désirable.

3) Indépendamment de l'auteur américain, MATTHEY (1959) avait abouti au même résultat et rectifié son jugement antérieur après avoir étudié *Cricetulus barabensis* (dont *C. griseus* est généralement considéré

comme une sous-espèce) et *Cricetus cricetus*, la formule chromosomique de celui-ci étant identique à celle de *C. griseus*. Chez les *Mesocricetus* à chromosomes nombreux ($2n = 42$ et 44) les hétérochromosomes sont les éléments les plus grands, JORDAN (1959) ayant récemment confirmé la chose. En ce qui concerne les autres *Cricetinae* dont ce travail fait mention, l'identification des chromosomes sexuels n'est pas certaine encore que l'on puisse affirmer qu'ils ne figurent pas parmi les éléments les plus grands.

4) La comparaison des diverses espèces permet de formuler, à propos des *Cricetinae*, un principe d'évolution chromosomique analogue à celui que j'ai décrit chez les *Chamaeleontidae* (Reptiles, Lacertiliens). Le génome présente une « fraction stable » comprenant les plus grands chromosomes qui, aboutés, représentent environ le 75% de la longueur totale de tous les éléments. Cette fraction stable se retrouve, avec les mêmes caractères de forme et de taille chez de nombreuses espèces et peut être commune à plusieurs genres. Lorsqu'il y a des variations celles-ci se laissent interpréter selon le schéma robertsonien. Le reste du génome (25%, environ) forme la « fraction instable » très variable d'une espèce à l'autre, les différences n'étant par réductibles selon la règle simple d'évolution par fusions centriques.

5) En comparant les données cytologiques aux précisions morphologiques et écologiques présentées par un mammalogiste russe, N. WORONTZOFF, on constate la généralité d'application d'un principe que j'ai récemment développé (1959) : les grandes mutations chromosomiques sont dépourvues de valeur évolutive et ne sont pas chronologiquement liées aux processus de la spéciation.

6) Il est intéressant de confronter les points de vue du taxonomiste et du cytologiste en ce qui touche à la notion de sous-espèce : en absence de cas typiques de polymorphisme chromosomique équilibré chez les Mammifères [le polymorphisme à l'intérieur d'une même population de *Sorex araneus* n'est pas lié à l'existence de sous-espèces (SHARMAN, 1956 ; FORD, 1957) et le cas des prétendues races de *Gerbillus pyramidum* (WAHRMAN et ZAHAVI, 1957, 1958) étant fort douteux], j'ai constamment admis que si deux formes voisines présentent des formules chromosomiques dissemblables, elles sont génétiquement isolées et qu'il est dès lors pratique de leur attribuer des statuts spécifiques. WORONTZOFF, tout en admettant que les différences de formules chromosomiques sont révélatrices d'un isolement génétique, n'en propose pas moins une gradation

plus nuancée dans les processus de la spéciation. Dans le cas des *Cricetinae* où il voit des espèces *in statu nascendi,* il distingue les étapes suivantes :

A) Isolement génétique, pas de différences morphologiques ou écologiques, vicariance géographique. Exemple : *Cricetulus barabensis* ($2n = 20$) et *C. griseus* ($2n = 22$) considéré comme sous-espèce.

B) Isolement génétique, différences morphologiques et écologiques faubles, vicariance géographique. Exemples : *Mesocricetus brandti* ($2n = 42$) et *M. auratus* ($2n = 44$) ; *Allocricetulus eversmanni* ($2n = 26$) et *A. curtatus* ($2n = 20$). *Brandti* serait une sous-espèce d'*auratus,* les deux *Allocricetulus* de « bonnes » espèces.

C) Isolement génétique, malgré des formules chromosomiques semblables, différences morphologiques et écologiques accusées, aires partiellement ou totalement superposées, mais biotopes différents. Exemples : *Mesocricetus raddei* et *M. brandti, Phodopus songorus* et *P. roborovskii.* Dans ces deux cas, nous avons affaire à des espèces valables.

AUTEURS CITÉS

Argyropulo A. I., 1933. — *Die Gattungen und Arten der Hamster (Cricetinae Murray, 1866) der Paläarktik.* Zeitschr. Säugetierkund., **8** : 129-149.

Ellerman J. R., 1940-41, 1949. — *The families and genera of living rodents.* Trust. Brit. Mus., London.

Ellerman J. R. and Morrison-Scott T. C. S., 1951. — *Checklist of palaearctic and indian mammals.* Trust. Brit. Mus., London.

Ford C. E., Hamerton J. L. and Sharman G. B., 1957. — *Chromosome polymorphism in the common shrew.* Nature, **180** : 392-393.

Husted L., Hopkins J. T. and Moore M. B., 1945. — *The X-bivalent of the golden Hamster.* Journ. Hered., **36** : 93-96.

Jordan M., 1959. — *Les hétérochromosomes chez le Hamster doré (Mesocricetus auratus).* Folia Biologica, **7** : 73-81.

Kato R. and Yerganian G., 1959. — *Further observations on the sex-chromosomes of the Chinese hamster.* Rec. Genet. Soc. America, **28** : 79.

Koller P. C., 1938. — *The genetical and mechanical properties of the sex-chromosomes. IV. The golden hamster.* Journ. Genet., **36** : 177-195.

Makino S., 1951. — *Karyotype of Tscherkia triton (Muridae-Cricetinae).* Kromosomo, **8** : 311-312.

MAKINO S. and NISHIMURA I., 1952. — *Water pretreatment squash technic. A new and simple practical method for the chromosome study of animals.* Stain Tech., **27**: 1-7.

MATTHEY R., 1949. — *Les chromosomes des Vertébrés.* Ed. Rouge, Lausanne.

—, 1952. — *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae).* Chromosoma, **5**: 113-138.

—, 1953. — *Les chromosomes des Muridae.* R. suisse Zool., **60**: 225-283.

—, 1953. — *A propos de la polyploïdie animale: réponse à un article de C. D. Darlington.* Ibid., **60**: 465-471.

—, 1954. — *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae.* Caryologia, **6**: 1-44.

—, 1955. — *Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae.* R. suisse Zool., **62**: 163-206.

—, 1956. — *Nouveaux apports à la cytologie comparée des Rongeurs. Chromosoma*, **7**: 670-692.

—, 1956. — *La formule chromosomique de quelques Murinae (Muridae - Rodentia - Mammalia).* Arch. J. Klaus Stift., **31**: 294-306.

—, 1957. — *Cytologie comparée et taxonomie des Chamaeleontidae (Reptilia - Lacertilia).* R. suisse Zool., **64**: 709-732.

—, 1957. — *Analyse cytotaxonomique de huit espèces de Muridae. Murinae, Cricetinae, Microtinae paléarctiques et nord-américains.* Arch. J. Klaus Stift., **32**: 385-404.

—, 1957. — *Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae).* R. suisse Zool., **64**: 39-71.

—, 1958. — *Les chromosomes des Mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique.* Arch. J. Klaus Stift., **33**: 253-298.

—, 1959. — *Formules chromosomiques de Muridae et de Spalacidae. La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères.* Ibid., **66**: 175-209.

PONTECORVO G., 1943. — *Meiosis in the striped hamster (Cricetulus griseus M. E.) and the problem of heterochromatin in mammalian sex-chromosomes.* Proc. Roy. Soc. Ed., B, **62**: 32-42.

SHARMAN G. B., 1956. — *Chromosomes of the common shrew.* Nature, **177**: 941-942.

WAHRMAN J. and ZAHAVI A., 1955. — *Cytological contributions to the phylogeny and classification of the Rodent genus Gerbillus.* Nature, **175**: 600.

—, 1958. — *Cytogenetic analysis of mammalian sibling species by means of hybridization.* Proc. X Int. Congr. Genet., **2**: 304-305.

WHITE M. J. D., 1957. — *Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals.* Survey Biol. Progr., **3**: 109-147.

WORONTZOFF N., 1960(?). — *Communication d'un travail manuscrit sur les espèces de Cricetinae in statu nascendi.* (en russe).

YERGANIAN G., 1959. — *Chromosomes of the chinese hamster, Cricetulus griseus. I. The normal complement and identification of sex Chromosomes.* Cytologia, **24**: 66-75.

SUMMARY

1) This paper gives the chromosomial numbers of two palaearctic *Cricetinae*, *Allocricetulus curtatus* Allen ($2n = 20$) and *Phodopus roborovskii* Sat. ($2n = 28$).

2) The author is in agreement with the views of YERGANIAN (1959) in rejecting his former identification of the sex-chromosomes of *Cricetulus griseus*. These are not the biggest elements but belong to the pair 4 or 5. X and Y are nearly isomorph.

3) Independently of YERGANIAN, MATTHEY (1959) himself has reached at the same conclusion in the cases of *Cricetulus barabensis* and *Cricetus cricetus*. By the two species of *Mesocricetus* whose chromosomes are more numerous, the sex-chromosomes are the biggest of the diploid set (confirmation by JORDAN, 1959).

4) The comparison of the different species leads to a principle of chromosomial evolution formerly found by the *Chamaeleontidae* (*Lacertilia*) : the genom shows a « stable fraction » composed of the biggest chromosomes, about 75% of the total length, which appears with identical characters in several genera and species, and an « unstable fraction » very variable in its constitution from a species to another. In the stable fraction only, centric fusions can be detected as the main processus of evolution.

5) The big chromosomial mutations, such as centric fusions, following a principle recently advanced by MATTHEY (1959) are not chronologically related with the processes of speciation but appear tardily as mechanisms of isolation.

6) Problems of Taxonomy, Phylogeny, speciation and evolution are discussed in the light of cytological observations.

ENRICO MESSERI

CONSIDERAZIONI SULLA ESPRESSIONE FENOTIPICA DEL COLORE DEGLI OCCHI IN SICILIA E IN TOSCANA

(con 6 figure nel testo) *

In redazione: il 10 Luglio 1959.

Il colore delle iridi rappresenta un carattere certamente ereditario, ma di così complessa struttura da rendere molto difficile l'interpretazione della modalità di trasmissione relativa. Dell'argomento molto si sono occupati antropologi e genetisti (GATES, WAGNER, DAVEMPORT, FISCHER, HURST, MARCOZZI, ecc.). Di recente il PARENTI (1953) ha studiato, con la scala di Martin, 328 soggetti della Provincia di Arezzo, nel paese montano di Soci: attraverso una elaborata analisi genetica statistica e genealogica, l'autore ha potuto formulare una ipotesi nuova sul complesso problema ereditario.

La molteplicità delle interpretazioni finora proposte rendono oscura la visione dinamica della trasmissione del carattere se si tiene conto della notevole gamma di colori dell'iride, che molto sommariamente e schematicamente il Martin ha cercato di sintetizzare nelle 16 classi della sua scala, che è stata usata anche nella nostra ricerca. Secondo lo studio del PARENTI la trasmissione ereditaria delle 16 modalità della scala di Martin può essere considerata come dipendente da tre «norme genetiche», riconducibili a tre raggruppamenti qualitativamente diversi ottenibili, combinando in tutte le maniere possibili i geni di due coppie allelomorfe caratterizzate da «eterovalenza intracoppia» ed «isovalenza intercoppia». Queste tre norme corrisponderebbero alle tre modalità (castano, grigio-verde, azzurro), ma si esplicherebbero in maniera varia, producendo tutta la gamma dei colori esistenti. Simile variabilità si manifesta in maniera evidente nei colori castani, i quali nella scala di Martin differiscono fra loro quantitativamente, ed è meno

* Lavoro eseguito nell'Istituto di Fisiologia Generale di Messina. Pubblicato con un contributo del Centro Nazionale delle Ricerche.

manifesta, ma sempre presente (ed ammessa per spiegare il comportamento genetico), nei colori che vanno dal n. 7 al n. 12 della scala e che si succedono secondo uno schema convenzionale e non secondo una sfumatura naturale. Il comportamento incerto del colore grigio chiaro (n. 13) fa pensare che anche la norma recessiva, corrispondente all'azzurro, si esplichi con una certa variabilità, facendo sì che il colore non risulti geneticamente ben definito. Lo sviluppo della teoria della trasmissione ereditaria di un carattere dipendente da due coppie di fattori e della maniera di operarne il controllo statistico porta l'Autore a concludere che l'ipotesi della dimeria presenta una migliore spiegazione dei fatti reali che non l'ipotesi della monomeria. Le molteplici tonalità cromatiche non azzurre potrebbero interpretarsi pensando contemporaneamente, sia ad una differenziazione genetica sostenuta da eterovalenza fra geni della stessa coppia allelomorfa, sia a isovalenza fra coppia e coppia, ed anche ad un certo grado di labilità ambientale del carattere fenotipico.

Il Marcozzi ha studiato su 30 famiglie di complessivi 207 soggetti del tipo razziale adriatico (alto Veneto), ed ha trovato una percentuale di occhi chiari (corrispondenti a più classi della scala del Martin) nel 25,5% ; occhi grigi nel 20,5% ; occhi verdi-castani nel 14,5% e occhi bruni nel 39,5%. La massima frequenza quindi è data dai bruni, ai quali seguono i chiari e i misti. Osservando il comportamento dei colori estremi (azzurro e bruno) si potrebbe pensare ad una eredità monomera, con dominanza del bruno e dell'azzurro, ma i dati cromatici intermedi fanno pensare piuttosto alla polimeria.

Marcozzi ha anche trovato negli adulti un lieve grado di schiarimento delle iridi e nelle donne una tendenza agli occhi più scuri (F = 63,3%, M = 32,4%) e una maggiore influenza sulla trasmissione del carattere nei figli (eredità matroclina). La dominanza del colore bruno, secondo alcuni genetisti, sarebbe da riportare ad una originaria maggiore efficienza dei geni cromogeni che, in seguito a mutazioni sopravvenute nei secoli, sono divenuti meno efficienti e di conseguenza la colorazione si è fatta più chiara, pur restando i geni originari dominanti sui mutanti comparsi più recentemente (Scheinfeld). Non è possibile un confronto del nostro collettivo con i dati esposti dal Marcozzi, data la diversità del test impiegato, pur tuttavia possiamo osservare che nel Veneto l'andamento del fenomeno è più vicino a quello siculo, che a quello toscano.

Secondo Davemport (1927) il colore dell'iride sarebbe determinato dalla presenza di fini particelle cromatiche sparse nello stroma irideo,

per mezzo delle quali la luce verrebbe riflessa e l'iride apparirebbe azzurra come succede per il colore del cielo (GATES). Tuttavia esistono colori intermedi che non sembrano dovuti ad eterozigosi, ma derivanti piuttosto da fattori intensificanti od inibenti (GROSS) che spiegherebbero le modalità di penetranza ed espressività molto variabili. Il colore grigio secondo MACCONEILL (1941) sarebbe da unire al castano. Il verde sarebbe determinato dal bruno sovrapposto al bleu, e il grigio dal giallo sul bleu (BIJLMER 1940). Secondo DAVEMPORT e BRYM il celeste non ha interferenza col grigio ed è recessivo rispetto a questo, mentre il SALLER (1931) considera il grigio uguale geneticamente al celeste. Il VOG pensa che i colori intermedi non possono essere determinati da diverse proporzioni di geni cromogeni dell'azzurro e del bruno ma invece sostenuti da geni specifici secondo una modalità di allelomorfismo multiplo. In un recente studio (inedito) eseguito a Pisa da LUCACCINI su 67 famiglie con 245 soggetti, con l'impiego di una scala ridotta a 5 classi (celeste, verde, grigio, castano chiaro e scuro) sembra che il colore dell'iride sia rappresentato da un carattere mendeliano le cui modalità dipendono da una coppia di fattori eterovalenti, dei quali uno recessivo, che determina la pigmentazione del solo strato interno dell'iride, l'altro dominante che favorisce la genesi del pigmento nello stroma verso la superficie anteriore dell'iride; le tonalità dal verde al castano scuro sarebbero date dalle varie espressività del fattore dominante, che si conclude in una maggiore formazione di pigmento nello spessore dell'iride.

Orbene da queste deduzioni e dal recente lavoro del PARENTI appare chiaramente tutta la complessità del carattere del colore degli occhi. Nella attuale indagine a noi interessa non tanto di controllare le ipotesi sopra accennate, quanto soprattutto di indagare sulla distribuzione fenotipica della popolazione di Milazzo (Messina) per i colori degli occhi, classificati con la scala del Martin (vedi Tabella n. 1). Ciò è utile soprattutto per poter fare dei confronti con il fenomeno di altre popolazioni, quali quella di Soci (Arezzo) già saggiata da PARENTI, e quella della Calabria (in corso di rilievo).

I maschi sono 128 e le femmine 134 su 262 individui di età adulta, salvo una diecina di ragazzi dai 6 ai 18 anni, tutti oriundi di Milazzo.

Osservando la Tabella n. 1, si nota che la distribuzione fenotipica del colore degli occhi si presenta con un andamento del tutto particolare ai due estremi dello schieramento cromatico della scala del Martin che è servita da «test» per il nostro studio. È evidente un acme sul n. 3 della scala ed una forte ascesa anteriore e posteriore a questa po-

TABELLA I

Colore occhi	N. soggetti (su 262)	%	Colore occhi	N. soggetti (su 262)	%
1	15	5,81	9	5	1,93
2	36	13,97	10	1	0,38
3	47	18,20	11	3	1,16
4	35	13,56	12	2	0,77
5	31	12,01	13	2	0,77
6	26	10,08	14	2	0,77
7	22	8,52	15	7	2,70
8	9	3,48	16	15	5,81

sizione, con una curva a campana del relativo diagramma (vedi Grafico 1), con branca discendente meno ripida di quella ascendente e raggiungente valori più bassi fino ad un minimo in corrispondenza del n. 10, valori relativamente bassi si mantengono anche nei numeri 11, 12, 13, e 14, si osserva di nuovo una ascesa rapida dal 14 al 16. Tradotto il grafico in rappresentazione cromatica possiamo osservare che nella popolazione saggiata abbondano i colori scuri dell'iride; essendo notevolmente abbondanti (15 soggetti) quelli decisamente neri (n. 1) e numerosissimi quelli molto scuri (nn. 2, 3, 4, 5, 6 e 7). Una forte diminuzione si osserva invece nella frequenza dei soggetti portatori dei colori indicati dai nn. 8, 9, che corrispondono alla zona dello spettro del Martin sul grigio-chiaro, mentre un notevole improvviso rialzo si nota dal n. 14 al 16, che corrisponde ai colori azzurri.

Se si considera praticamente il n. 1 e il n. 2 insieme, come pure il n. 15 e n. 16 insieme, data la scarsa differenza cromatica fra loro, si nota un fatto di particolare importanza ai due estremi dello schieramento cromatico. La gamma dei colori più scuri è un po' più frequente nelle femmine, e quella dei colori più chiari nei maschi (n. 1 + 2 = M. 24 = 47% ; F 27 = 53%) e (n. 15 + 16 = M. 12 = 54,5% ; F. 10 = 45,5%). Questa particolarità richiama alla mente l'importanza del sesso sul carattere in esame, nel senso che lo stato umorale nei due sessi può influenzare nella sua espressione fenotipica il colore delle iridi. Non sembra che a questo proposito si possa pensare alla collocazione dei geni responsabili sull'eterocromosoma. Come risulta anche dalla let-

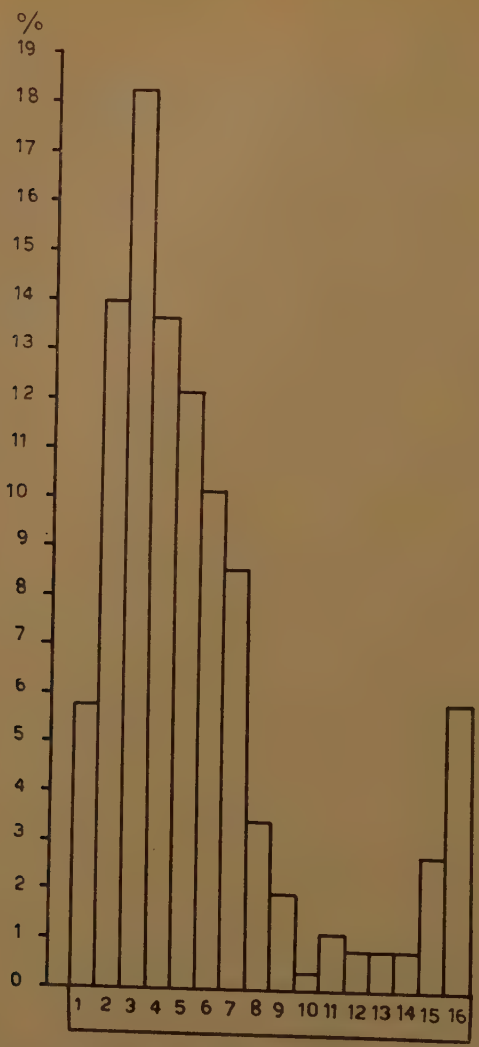


Fig. 1 — Frequenza del colore delle iridi in Sicilia secondo le classi della scala di Martin.

teratura sull'argomento la donna appare in media un po' più pigmentata dell'uomo negli occhi. A tale proposito alcuni Autori (WINGE, LENZ, FRETS, ecc.) ritengono addirittura che esista almeno qualche fattore per gli occhi bruni legato direttamente al sesso femminile. Altri studiosi però (PHILIPCHENKO, LIEPIN, ecc.) non hanno trovato differenze sessuali sul colore delle iridi, come pure FRETS che ammette, in

base alle proprie ricerche, che in Scozia e in genere anche nell'Europa sud-orientale non esistono differenze apprezzabili nella frequenza degli occhi azzurri nei due sessi (GATES). Secondo PARENTI nella popolazione da lui saggiata a Soci (prov. di Arezzo) si verifica effettivamente una maggiore pigmentazione nella donna rispetto all'uomo, fenomeno questo che il WINGE asserisce avvenire in quasi tutta l'Europa occidentale (GATES). Comunque le differenze sessuali sono sempre poco notevoli statisticamente, perciò non sembra esistere un legame totale col sesso, sul cromosoma X, ma piuttosto una influenza umorale del sesso (STERN).

La pigmentazione dell'iride, per quanto riguarda i colori delle classi più scure è sottoposta a variazioni presumibilmente non genetiche, ma di natura ambientale, sia interna (ormoni), sia esterna (luce). Nella nostra indagine risulta che anche il colore azzurro è influenzato dal sesso, contrariamente a quanto è stato osservato in Scozia dal FRETS. Nella nostra popolazione il colore azzurro è più frequente nel maschio, che nella femmina. Dal comportamento di questo fenomeno nella nostra inchiesta genealogica, sembra evidente che l'ambiente umorale maschile sia più favorevole alla esplicazione del colore azzurro di quello femminile, che agirebbe invece in senso contrario favorendo i colori più scuri (figg. 3, 4, 5, 6).

Riguardo all'età, secondo i rilievi di HENSCH la pigmentazione aumenterebbe dai 7 ai 56 anni circa, per poi decrescere, il GATES peraltro conclude che le variazioni di pigmentazione delle iridi con l'età non riguardano gli occhi grigi nè quelli azzurri.

Secondo il PARENTI, le differenze pigmentarie determinate dall'età hanno una limitata importanza e soltanto per i colori bruni (nn. 2-5) nei bambini si nota una depigmentazione che si realizza prima della pubertà e talvolta prima di 22 anni, come accertato dal GODIN. Devesi tener presente comunque che l'elemento età non produce mai il passaggio dal colore bruno al non bruno, per quanto nell'interno della sua classe questo colore sia discretamente ambientolabile. Nella nostra indagine non si è tenuto conto della età per il fatto che questo elemento esplica scarsissimo effetto sul colore degli occhi.

Per la somiglianza fra genitori e figli il PARENTI afferma che in generale i genitori con occhi scuri hanno in prevalenza figli con occhi scuri, e quelli con occhi chiari figli con occhi chiari. Nella nostra indagine genealogica risulta che le coppie parentali con occhi chiari hanno avuto prevalentemente figli analoghi (Famiglia 20) e lo stesso quelli con occhi scuri (Famiglie, 1, 7, 14, 15, 23, 24, 28). Nelle famiglie con un solo membro con occhi chiari esistono meno figli analoghi (Fami-

glie 21, 8, 5). Nelle famiglie con genitori ad occhi scuri nessun figlio ha manifestato occhi chiari mentre in F_2 (per immissione esogamica) appare spesso il colore chiaro nei nipoti (Famiglia 2). Questi esempi genealogici fanno pensare verosimilmente al forte grado di «polifenia» e di «polimeria» che si trova alla base del meccanismo di azione della genodinamica del colore degli occhi. Si tratta in concreto della maggiore o minore elaborazione e deposizione di pigmenti nelle maglie del tessuto irideo, e della struttura tissulare dell'iride che cooperano alla espressione fenotipica del fenomeno. Per questo è facile comprendere che alla complessità della sua genesi corrisponde una complessità degli agenti responsabili, sia numericamente (polimeria), sia qualitativamente negli effetti (polifenia). Se a ciò si aggiunge infine le influenze peristatiche (luce) ed umorali (ormoni sessuali) appare chiaro il quadro generale delle numerose sfumature cromatiche, che solo da un punto di vista tecnico, sono state ristrette dal Martin nelle 16 classi della sua scala.

Per poter semplificare l'interpretazione del problema, la pigmentazione dell'iride, secondo gli studi di HURST, si distingue in due grandi classi — 1° colorazione duplice, 2° colorazione semplice. La forma duplice è determinata da deposizione bruna anteriormente e azzurra posteriormente dando così la tonalità del colore bruno, castano e verde. La forma semplice, con deposizione pigmentaria solamente sulla faccia posteriore dell'iride, dà la tonalità azzurra o grigia dell'occhio. L'occhio a duplice pigmentazione bruna in genere domina l'occhio a pigmentazione semplice azzurra, che è recessiva (DE CANDOLLE, DAVEMPORT, FISCHER, HURST, ecc.).

È stato descritto il caso di un uomo con occhi celesti che dalla prima moglie con occhi bruni ha avuto 5 figli con occhi bruni, e dalla seconda moglie con occhi celesti 5 figli con occhi celesti (BERGLUND). Secondo RIFE su 50 paia di gemelli MZ vi è concordanza assoluta sul colore degli occhi, il VERSCHNER ha trovato discordanze nei MZ solo nello 0,4%. I colori intermedi sono stati poco studiati, esiste verosimilmente una «poliallelia» influenzata da fattori sessuali (WAGNER). Talvolta esistono correlazioni fra colori degli occhi e quello della pelle e dei capelli (TOURAINE). Anomalie di pigmentazione possono verificarsi, con decolorazione, eterocromia (KEMP, BOND), albinismo di un solo occhio (MANSFIELD, VOGT) talvolta senza comprendere la pelle.

A noi interessa, per seguire gli indirizzi della nostra Scuola, soprattutto il lato etnogenetico della ricerca, vale a dire notare le differenze eventuali del carattere su popolazioni diverse ed in particolare in Toscana e in Sicilia, confrontando i nostri dati con quelli descritti dal

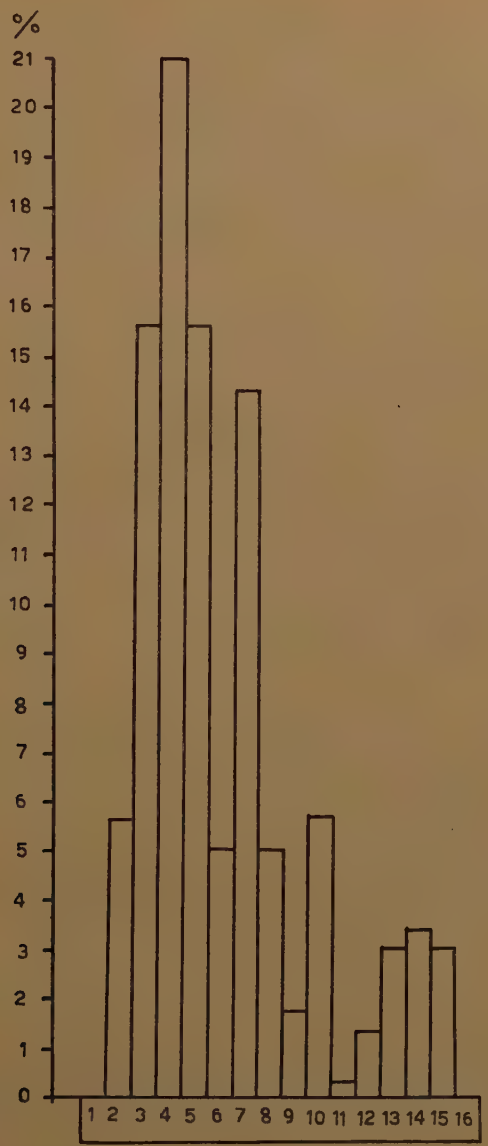


Fig. 2 — Frequenza del colore delle iridi in Toscana secondo le classi della scala di Martin.

Parenti, rilevati su un nucleo etnico dell'Appennino toscano (prov. Arezzo). I soggetti saggiati dal Parenti sono 328, essi si distribuiscono per le frequenze fenotipiche (secondo la scala di Martin) nelle 16 classi cromatiche, con notevole differenza rispetto alla popolazione siciliana da noi osservata a Milazzo. Ed in particolare le caratteristiche del fenomeno in Toscana consistono: 1°) bassa frequenza ai due estremi dello schieramento fenomenico con nessun soggetto del n. 1 come pure del n. 16; 2°) esistenza di un acme in corrispondenza del n. 4, una forte depressione al n. 6 e un rialzo al n. 7; 3°) presenza di una depressione graduale della frequenza fenotipica dal n. 8 al n. 11 con rialzo al n. 10 e lieve aumento al n. 13 e al n. 14 (vedi grafico n. 2).

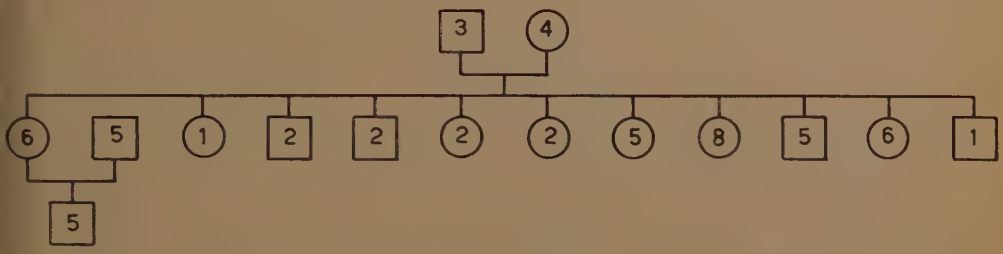
Il tracciato toscano risulta molto meno armonico di quello siciliano ed in particolare appare chiaro (vedi grafici nn. 1 e 2) che nella popolazione toscana esistono minori frequenze nei colori scurissimi delle iridi, maggiore frequenza dei colori intermedi (grigi), discreta frequenza dei colori chiari, senza l'espressione estrema degli azzurri puri (probabili omozigoti recessivi), che risultano invece relativamente molto rappresentati fenotipicamente a Milazzo. Questo particolare può essere considerato, sul piano etnogenetico, quale una «*risorgiva genica*» di probabile origine normanna, ciò che si accorda con le vicende storiche dell'Isola.

Sul nostro materiale di studio (30 genealogie) sarà condotta ulteriormente una ricerca su probabili correlazioni con la sensibilità alla PTC, da tale indagine può darsi che emergano dei dati capaci di svelare la presenza di un rapporto fra i due fattori messi a confronto, sia nel senso della presenza di un vero e proprio «*linkage*», sia più probabilmente nel senso di una correlazione più labile di ordine fisiologico.

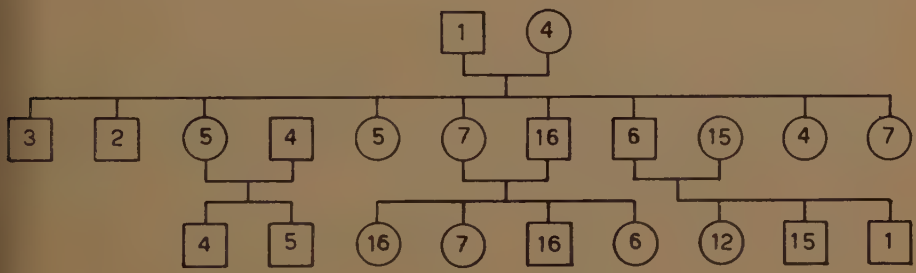
* * *

Nella presente ricerca sperimentale comparativa abbiamo cercato di evidenziare analogie e differenze qualitative e frequenziali su due popolazioni lontane fra di loro sia sul piano geografico che su quello etnico. Ognuna di queste popolazioni ha avuto origini e vicende remote e recenti affatto diverse e pertanto è presumibile che i relativi fenotipi rappresentino il prodotto di diverse norme di reazione fra eredità ed ambiente.

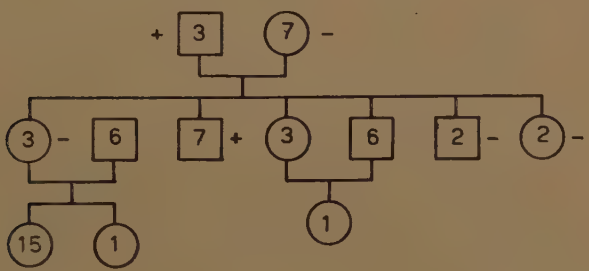
È assai difficile, per non dire impossibile, differenziare quanto spetti al patrimonio ereditario e quanto all'habitat, quando ambedue i termini del binomio ecologico sono diversi; però una certa discriminazione può



Genealogia I



Genealogia II



Genealogia III

Fig. 3.

Nel simbolo del sesso è incluso il numero della scala cromatica del Martin, corrispondente al colore delle iridi di ciascun membro.

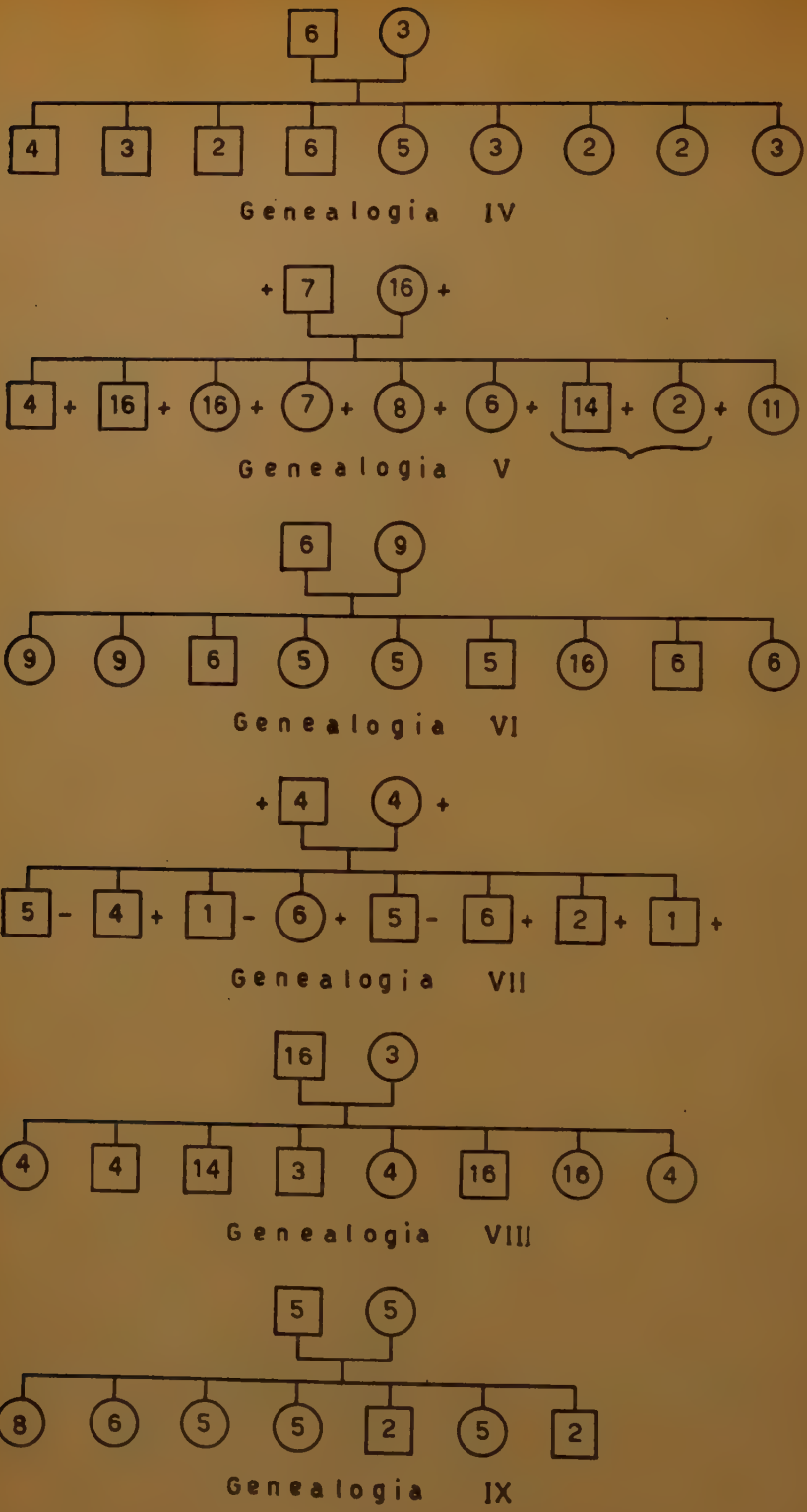

6 3
4 3 2 6 5 3 2 2 3
Genealogia IV
+ 7 16 +
4 + 16 + 16 + 7 + 8 + 6 + 14 + 2 + 11
Genealogia V
6 9
9 9 6 5 5 5 16 6 6
Genealogia VI
+ 4 4 +
5 - 4 + 1 - 6 + 5 - 6 + 2 + 1 +
Genealogia VII
16 3
4 4 14 3 4 16 16 4
Genealogia VIII
5 5
8 6 5 5 2 5 2
Genealogia IX

Fig. 4.

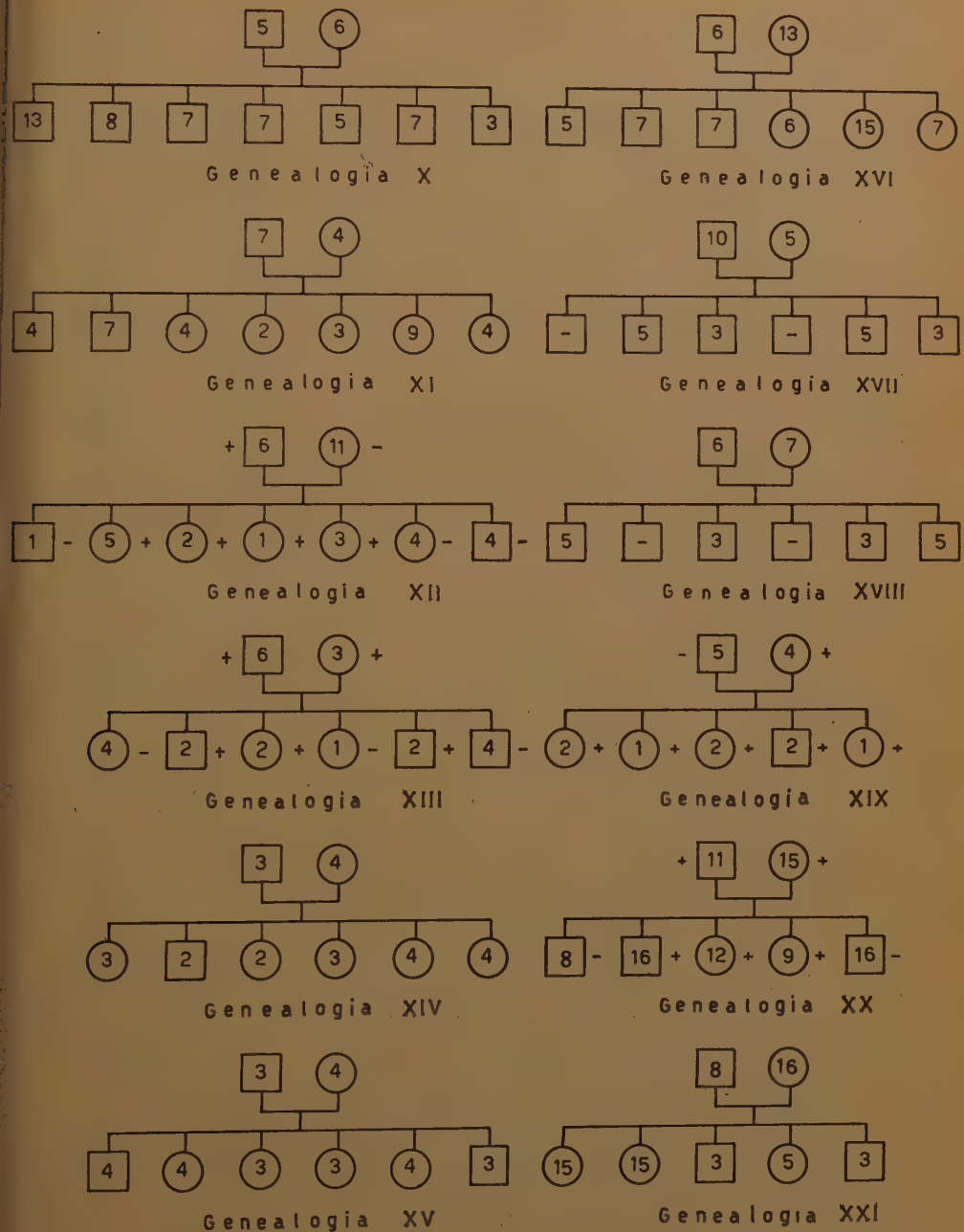
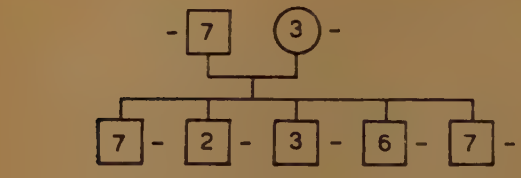
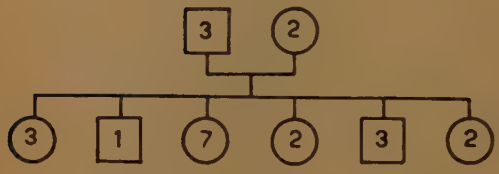

5 6
13 8 7 7 5 7 3
Genealogia X
6 13
5 7 7 6 15 7
Genealogia XVI
7 4
4 7 4 2 3 9 4
Genealogia XI
10 5
- 5 3 - 5 3
Genealogia XVII
+ 6 11 -
1 - 5 + 2 + 1 + 3 + 4 - 4 -
Genealogia XII
6 7
5 - 3 - 3 5
Genealogia XVIII
+ 6 3 +
4 - 2 + 2 + 1 - 2 + 4 -
Genealogia XIII
- 5 4 +
2 + 1 + 2 + 2 + 1 +
Genealogia XIX
3 4
3 2 2 3 4 4
Genealogia XIV
+ 11 15 +
8 - 16 + 12 + 9 + 16 -
Genealogia XX
3 4
4 4 3 3 4 3
Genealogia XV
8 16
15 15 3 5 3
Genealogia XXI

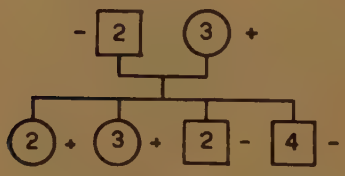
Fig. 5.



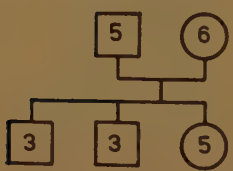
Genealogia XXII



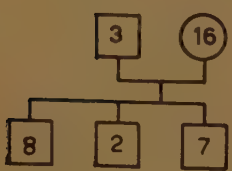
Genealogia XXIII



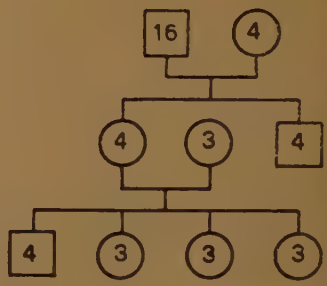
Genealogia XXIV



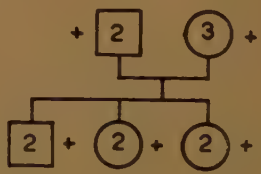
Genealogia XXV



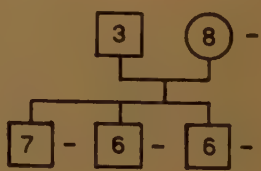
Genealogia XXVI



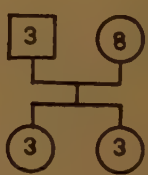
Genealogia XXVII



Genealogia XXVIII



Genealogia XXIX



Genealogia XXX

Fig. 6.

essere intravista quando l'ambiente favorisce una particolare selezione sull'etnotipo. Dobbiamo considerare nella genesi delle variazioni paratipiche due elementi che operano indipendentemente fra di loro sulla eredità e che potremo chiamare « ambiente esterno (propriamente detto) ed ambiente interno (o umorale) », ambedue condizionanti in vario modo l'estrinsecazione fenotipica del soggetto. Tutte le relazioni eredo-ambientali sono, secondo DOBZANSKY, di natura dinamica entro però limiti circoscritti, fissati dall'ampiezza delle norme di reazione (WOLTEREK), che sono sempre alla base della fenotipizzazione. Se consideriamo sul piano generale di una data popolazione l'eredità che si manifesta nella maggioranza dei suoi componenti, questa rappresenta il prodotto di una norma specifica costituente l'*etnotipo,* variante da popolo a popolo in virtù sia dell'allelotipo razziale che dell'ambiente, inteso quest'ultimo anche come circostanze accidentali, che concorrono spesso a condizionare l'estrinsecazione della componente ereditaria. È da notare inoltre che talvolta genotipi diversi possono agire come norme di reazione equivalenti, come accade quando genitori, fenotipicamente identici per il colore degli occhi ma geneticamente differenti (secondo quanto rivelano le relative figliolanze), costituiscono una differenza fenotipica unita ad uguaglianza di norma di reazione (PARENTI). Gli ambienti fisici, che ospitano le due popolazioni da noi confrontate, sono senza dubbio notevolmente diversi per ragioni climatiche e soprattutto per la componente luminosità, alla quale si correla verosimilmente sul piano selettivo il colore delle iridi che funge da protezione (camera oscura) all'apparato diottrico oculare. La selezione naturale in questo caso può avere avuto la sua influenza, ma oltre a questo dobbiamo tener conto anche del cosiddetto « ambiente interno », di natura costituzionale, determinato da un complesso giuoco umorale.

È noto che nei popoli del sud predomina una costituzione endocrina molto più orientata verso l'esaltazione della sessualità (CANELLA), sia nel tempo che nella intensità degli impulsi. Ipofisi, tiroide, surrene e gonadi nella costellazione endocrina agiscono con minore attività nei popoli del nord. Ora per quanto le differenze latitudinari non siano molto notevoli quelle etnotipiche a questo riguardo, fra toscani e siciliani, sono di un valore molto più significativo sia per l'origine che per le successive vicende storiche dei due popoli. La componente costituzionale deve essere tenuta in debito conto in quanto ad essa probabilmente si riconnette la maggiore espressione fenotipica sull'estremo colore nero degli occhi, specie nelle siciliane, mentre verosimilmente, l'estrema gamma azzurra, come abbiamo già accennato, è sostenuta da

una risorgiva di origine normanna, che le forze ambientali hanno selettivamente resa sempre più recessiva. Ad un esame superficiale delle fasi della lotta ecologica potrebbero sembrare molto più severe le numerose forze che promanano dalla vastità dell'ambiente rispetto a quelle endogene del soggetto, invece sembra accadere proprio il contrario; il genotipo, anche se osteggiato dalle sollecitazioni esterne, spesso si modifica elasticamente, ma è sempre pronto a riprendere la sua specifica essenza ogni qualvolta la peristasi lo permette.

Concludendo possiamo dire che alla base delle differenze frequenziali del fenomeno nelle due regioni italiane esistono realmente sia delle diversità genotipiche, che la storia è capace di documentare, sia delle diversità ambientali che hanno favorito lentamente una selezione e finalità ecologica, in ciò coadiuvata dalle diverse stigmate costituzionali delle due popolazioni.

RIASSUNTO

L'A. ha confrontato la frequenza fenotipica dei vari colori delle iridi delle popolazioni di Milazzo (Messina) con quelle di Soci (Arezzo) ed ha commentato il comportamento diverso delle due popolazioni in base alle conoscenze genetiche sull'argomento e alle finalità ecologiche del fenomeno.

SUMMARY

Colours of irises of a population from Milazzo (Sicily) have been tasted and the relative phenotipic frequances have been compared with tose already known of a population from Soci (Arezzo, Tuscany). The rather wide differences emerged between the two populations have been focussed and discussed on a genetical and ecological basis.

BIBLIOGRAFIA

Boyd W. C., 1950. — *Genetics and the races of man.* Little, Boston.

Beccari N., 1946. — *Genetica.* Le Monnier, Firenze.

Ford E. B., 1948. — *Genetica.* Longanesi, Milano.

Canella M., 1943. — *Lineamenti di Antropobiologia.* Firenze.

Gates R. R., 1946. — *Human genetics.* Mac Millan, New York (1).

(1) Gross, Bijlmen, Brym, Saller, Mac Conneill, ecc.

GEDDA L., 1951. — *Lo studio dei gemelli.* Orizzonte medico, Roma.

GENNA G., 1956. — In: BIASUTTI R., *Razze e Popoli della Terra.* U.T.E.T., Torino.

GIANFERRARI L. e CANTONI G., 1942. — *Manuale di genetica.* Vallardi, Milano.

JUST G., 1940. — *Eacbiologie des Menschen.* Berlin, Springer.

LIVI R., 1900. — *Antropologia Militare.*

KALMUS H., 1953. — *La Genetica.* Bompiani, Milano.

MARCOZZI V., 1944. — *Contributo allo studio della eredità del colore degli occhi.* Rivista Antropologia, **35**: 153-170.

MARTIN R., 1928. — *Lehrbuch der Anthropologie.* Jena.

MESSERI E., 1955. — *Compiti e limiti della Ecologia Umana.* Archivio Antropol. Etnol., **85**: 17-81.

—, 1959. — *Ricerche genetiche sulla morfologia del padiglione auriculare in Calabria.* Caryologia, **11**: 358-381.

—, 1959. — *Aspetti genetici della sindrome psicopatica infantile.* Caryologia, **12**: 151-161.

—, 1959. — *Inchiesta genetica col test PTC in Italia.* Caryologia, **12**: 265-298.

PARENTI R., 1953. — *Trasmissione ereditaria del colore delle iridi.* Archivio Antropol. Etnol., **83**: 5-40 (2).

—, 1955. — *Biologia delle razze umane.* Libreria goliardica, Pisa.

RIFE D. C., 1947. — *Dice of Destiny.* Ohio.

STERN C., 1950. — *Principles of Human genetics.* Freeman, S. Francisco.

TOURAINE A., 1955. — *L'Heredité in Medicine.* Masson, Paris (3).

WAGNER H., 1940. — in: *Handbuch der Erbbiologie des Menschen.* Vol. II, pag. 576, Springer, Berlin.

(2) WINGLE, LENZ, FRETS, PHILIPCHENKO, LIEPING, GODIN, VERSCHUER, ecc.

(3) HURST, DE CANDOLLE, DAVEMPORT, FISCHER, WAGNER, KEMP, BOND, WOGT, ecc.

CHROMOSOME COUNTS IN ISRAELI CISTACEAE

by

DAN ATSMON

Plant Genetics Section, The Weizmann Institute of Science Rehovot, Israel

and

NAOMI FEINBRUN

Department of Botany, The Hebrew University of Jerusalem, Israel

(with Plate XXXIII)

Received: September 10th 1959.

In Israel the family *Cistaceae* is represented by 16 species, grouped into 4 genera; of these, 11 have been examined in the present study. Chromosome numbers of 4 species, already known when most of this study was carried out in 1952 (DARLINGTON and JANAKI AMMAL, 1945), were confirmed. Chromosomes of six species were counted here for the first time. In one case (*Tuberaria guttata*) the number found disagrees with other published data (see discussion).

MATERIAL AND METHODS

Most of the examinations were carried out in root-tips of seedlings germinated in Petri dishes. In many cases germination was unsatisfactory unless seeds were scarified first. In some cases counts in the root tips were confirmed by examining Metaphase II in squashes of PMC's, but none of these are included in the drawings accompanying the text. In the case of *Tuberaria guttata,* PMC's at diakenesis were examined and photographed.

Root tips were fixed according to RANDOLPH (1935) or LEWITZKY (1934), embedded in paraffin and sectioned at 12μ. Staining was done in iron haematoxylin or crystal violet. PMC's squashes were prepared in aceto-carmine after fixation in Carnoy's fluid 3 : 1. Drawings were made with the aid of a camera lucida.

The identification of the plants from which seeds were collected

for this study is according to the monographs by GROSSER (1903) and DANSEREAU (1939). In all cases seeds were collected only from plants growing in their natural habitats.

OBSERVATIONS

The genus Cistus.

1) *C. villosus* L. *var. tauricus* (Dun.) Gross. As found by previous workers (CHIARUGI 1925 and others) in other parts of the species' distribution area, the chromosome number of this species is 2n = 18. One chromosome pair carries conspicuous satellites (see also BOWDEN, 1945). In Israel this Mediterranean species is an important component of the Garigue formation.

2) *C. salvifolius* L. 2n = 18, as already reported by DANSEREAU (1940) and others. In contrast to *C. villosus* no satellites could be detected. Distribution and the phytosociological status are the same as in *C. villosus*.

The genus Helianthemum.

Three sections of this genus are represented in the present study.

I. Section *Polystachyum.*

3) *H. lavandulifolium* Mill. 2n = 20. A small Mediterranean chamaephyte, not common in Israel and mainly confined to chalk. The chromosomes are larger than in other Helianthemum species studied. The chromosomes have been counted and drawn by COUTINHO and ANDREU (1948) from Portuguese plants.

II. Section *Eriocarpum.*

Four species, all chamaephytes, were examined in this section, and all had the predominant chromosome number of the genus, i. e. 2n = 20. No significant difference between members of the section was found in the chromosome patterns. The chromosomes of the following four species were examined for the first time.

4) *H. kahiricum*, Del. (Fig. 1). A Saharo-Sindian species growing in the most arid parts of Israel. REESE recorded the same number in 1957 from the Algerian Sahara.

5) *H. ellipticum* (Desf.) Pers. (Fig. 2). A species common on and confined to sandstone hills along the Mediterranean coast of Israel.

6) *H. ventosum,* Boiss. (Fig. 3). A species endemic in Sinai and S. Palestine.

7) *H. sessiliflorum* (Desf.) Pers. (Fig. 4). A Saharo-Sindian species of N. Africa and S. Palestine.

III. Section *Brachypetalum.*

8) *H. salicifolium* (L.) Mill., *var. macrocarpum* Willk. (Fig. 5). $2n = 20$. An annual species common in this country. Except for a swelling of the chromosomes, caused by Randolph's fixative, no essential difference could be detected between this species and the four members of the previous section. This chromosome count is published for the first time.

The genus Fumana.

In both species examined, the number of chromosomes found ($2n = 32$) was the same as that recorded by CHIARUGI (1925) who published chromosome counts in Fumana vulgaris and Fumana arabica (under Helianthemum). The two taxa examined in the present study are:

9) *F. arabica* (L.) Spach, *var. genuina* Willk. (Fig. 6). Its area of distribution includes Mediterranean countries and in addition it extends east as far as Northern Persia. In Israel it is found in Mediterranean dwarf-shrub communities.

10) *F. thymifolia* (L.) Spach. *var. laevis* (Cav.) Gross. (Fig. 10). Mediterranean in distribution and much more common than the former species in the same area and habitats. (A new chromosome count.).

The genus Tuberaria.

T. guttata, the only species of this genus represented in Israel, has been examined. Germination of seeds was rather poor, even after scarifying the hard seed coat; however, flower buds were available in abundance, and the chromosome count has been made from PMC's.

11) *T. guttata* (L.) Gross. *var. plantaginea* (Willd.) Gross., which was examined by us has $n = 12$ chromosomes, while plants of *T. guttata* from other regions were found to possess $2n = 36$ (PROCTOR, 1955) and $2n = 48$ (CHIARUGI, 1925). This variability in chromosome number is of considerable interest and will be referred to in the following discussion.

Discussion

Proctor (1955) has recently discussed the different chromosome numbers found in members of this family; therefore, only few points will be discussed and reiterated here.

Tuberaria.

This genus consists of two sections: Sect. Eutuberaria Willk. and Scorpioides Willk. To the former belong the Portuguese *T. vulgaris* Willk. in which Proctor (1955) found 2n = 14. The second section comprises several species but chromosome counts are available in one species, *T. guttata,* which has the widest distribution area. This species, contrary to all other members of the family, shows a clear case of intraspecific polyploidy. Proctor (1955) found 2n = 36 in var. *Breweri* (Planch.) Gross. (identified according to Grosser) which is a taxon distributed in the British Isles and on the Atlantic coast of W. Europe. Chiarugi (1925) who was the first to publish a chromosome count in this species, found 2n = 48. Unfortunately Chiarugi did not designate the variety examined. The specimens sent to us by the courtesy of Prof. E. Battaglia from Pisa (Italy) belong to var. *plantaginea,* which is the most common form of the species, with a mainly Mediterranean area of distribution. The specimens examined by us (n = 12) belong also to var. *plantaginea.*

The chromosome numbers so far known in *T. guttata* are thus 2n = 24, 36, 48. Proctor (1955) already remarked on the part played by polyploidy in the origin of this species.

From the chromosome numbers available it appears that the two Tuberaria Sections, Sect. Eutuberaria and Sect. Scorpioides, differ in their basic chromosome numbers. Sect. Eutuberaria, to which T. vulgaris Willk. (the Portuguese species) belongs, has x = 7. As to Sect. Scorpioides, all forms known are polyploids with a basic number of x = 6. Though no diploid form (2n = 12) has ever been found, the fact that var. *Breweri* is a fully fertile form suggests that it is a hexaploid with x = 6. The meiotic behavior of the chromosomes in this variety might shed light on the problem. The Israeli plants (var. *plantaginea*) are thus tetraploids and those of Chiarugi - octoploids. It would be of interest to know whether the latter also belong to var. *plantaginea.*

In view of this numerical relationships within the species it seems that cytogenetic examinations of hybrids between the different types

will be of interest and might shed light on the evolutionary track within this species.

Helianthemum.

Five of the 6 species examined provide new chromosomes counts. Four of them belong to the Sect. Eriocarpum. This section is essentially a desert group and is apparently of later origin than some of other sections of this genus. It is therefore significant for the processes which operated in the evolution of Helianthemum that the development of the Eriocarpum group did not involve any changes in chromosome number.

A similar situation is found in Section Brachypetalum, a single group of annual species of Helianthemum. Also in this case, the change to the annual habit of the shrubby plants predominating in the genus and in the whole family, proceeded without any changes in chromosome numbers.

Summary

In the course of the present study, chromosome counts were made in 11 species of the family Cistaceae. For six of the examined species these are the first counts published.

The following species were examined:

Cistus villosus L. *var. tauricus* (Dun.) Gross.	2n = 18
C. salvifolius L.	2n = 18
Helianthemum lavandulifolium Mill.	2n = 20
H. ventosum Boiss.	2n = 20
H. ellipticum (Desf.) Pers.	2n = 20
H. sessiliflorum (Desf.) Pers.	2n = 20
H. salicifolium (L.) Mill. *var. macrocarpum* Willk.	2n = 20
Fumana arabica (L.) Spach *var. genuina* Willk.	2n = 32
F. thymifolia (L.) Spach *var. laevis* (Cav.) Gross.	2n = 32

Tuberaria guttata (L.) Gross. *var. plantaginea* (Willd.) Gross. 2n = 12

In all cases, except one, the numbers found are in accord with already published data or with the predominant numbers for the respective genera. In the case of *Tuberaria guttata,* the number found by us is new for this species. The variety examined (*var. plantaginea*) can be regarded as a tetraploid and the basic number of the species is x = 6.

LITERATURE CITED

Bowden W. M., 1940. — *Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationships in flowering plants.* Am. Jour. Bot., **27**: 357-371.

Chiarugi A., 1925. — *Embriologia delle « Cistaceae ».* Nuovo Gior. Bot. Ital., n. s., **32**: 223-314.

Coutinho L. de A. and Lorenzo Andreu A., 1948. — *A contribution to the caryological study of the natural flora in the steppe of Aragon. I.* An. de la Estac. Exper. de Aula Dei, **1**: 3-13.

Dansereau P., 1939. — *Monographie du genre Cistus L.* Boissiera, fasc. IV: 1-90.

Darlington C. D. and Janaki Ammal E. K., 1945. — *Chromosome Atlas of cultivated plants.* London.

Darlington C. D. and Wylie A. P., 1955. — *Chromosome Atlas of flowering plants.* London.

Lewitzky G., 1934. — *New fixing mixtures revealing the morphology of chromosomes.* C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., **4**: 144-145.

Randolph L. R., 1935. — *A new fixing fluid and a revised schedule for the paraffin method in plant cytology.* Stain Techn., **10**: 95-96.

Proctor M. C. F., 1955. — *Some chromosome counts in the European Cistaceae.* Watsonia, **3**: 154-159.

Reese G., 1957. — *Ueber die Polyploidiespektren in der nordsaharischen Wüstenflora.* Flora, **144**: 601-634.

LEGEND FOR PLATE XXXIII

Figs. 1-7: Camera lucida drawings of somatic chromosome complements from root tips in Israeli Cistaceae. — Fig. 8: Photomicrograph of bivalents at Diakinesis (PMC's).

Fig. 1: *Helianthemum kahiricum* Del. (2n = 20). — Fig. 2: *H. ellipticum* (Desf.) Pers. (2n = 20). — Fig. 3: *H. ventosum* Boiss (2n = 20). — Fig. 4: *H. sessiliflorum* (Desf.) Pers. (2n = 20). — Fig. 5: *H. salicifolium* (L.) Mill. var. *macrocarpum* Willk (2n = 20). — Fig. 6: *Fumana arabica* (L.) Spach. var. *genuina* Willk. (2n = 32). — Fig. 7: *F. thymifolia* (L.) Spach var. *laevis* (Car.) Gross. (2n = 32). — Fig. 8: *Tuberaria guttata* (L.) Gross. var. *plantaginea* (Willd.) Gross. (n = 12).

Figs. 1-7 ca. × 4000. — Fig. 8 ca. × 720.

RIASSUNTO

Sono stati eseguiti i conteggi dei cromosomi in 11 specie della famiglia delle Cistaceae, di cui 6 vengono pubblicati per la prima volta: *Cistus villosus* L. var. *tauricus*

(Dun.) Gross. 2n = 18; *C. salvifolius* L. 2n = 18; *Helianthemum lavandulifolium* Mill. 2n = 20; *H. ventosum* Boiss. 2n = 20; *H. ellipticum* (Desf.) Pers. 2n = 20; *H. sessilifolium* (Desf.) Pers. 2n = 20; *H. salicifolium* (L.) Mill. var. *macrocarpum* Willk. 2n = 20; *Fumana arabica* (L.) Spach var. *genuina* Willk. 2n = 32; *F. thymifolia* (L.) Spach var. *laevis* (Cav.) Gross. 2n = 32; *Tuberaria guttata* (L.) Gross. var. *plantaginea* (Willd.) Gross. 2n = 12.

In tutti i casi i numeri trovati sono in accordo con quelli pubblicati precedentemente o con il numero base dei rispettivi generi. Fa eccezione il caso di *Tuberaria guttata*, il cui numero trovato è nuovo per la specie, e la cui varietà esaminata (var. *plantaginea*), è da considerare tetraploide; quindi il numero base della specie è x = 6.

D. ATSMON and N. FEINBRUN — Chromosome counts in Israeli Cistaceae.

FULVIO RANZOLI

RICERCHE SUL COMPORTAMENTO DEL NUCLEOLO NEGLI OVOCITI DI *PHALLUSIA MAMILLATA* (CUV.)

(con Tavole XXXIV-XXXV e 5 Figure nel testo) *

In redazione: il 27 Agosto 1959.

La presente ricerca si inquadra fra le indagini recentemente dedicate allo studio della parte esplicata dal nucleo, dal nucleolo e da altri costituenti cellulari nel corso dei fenomeni di accrescimento e di altre attività metaboliche o funzionali. In questi ultimi anni, per opera di VANNINI (1954), VINCENT (1954), FAUTREZ (1958), è stato compiuto uno studio critico dei risultati ottenuti finora, con una rassegna bibliografica praticamente completa. Di notevole interesse sono pure i risultati sperimentali cui perviene VINCENT (1957), studiando l'accrescimento degli ovociti di *Asterias* con metodi istochimici, spettrofotometrici e autoradiografici. Si può rilevare che i suddetti AA. giungono a conclusioni concordanti specialmente per quanto riguarda l'attività dei nucleoli negli ovociti di primo ordine in accrescimento.

Il nucleo e il nucleolo si accrescono dapprima in modo molto rapido; poi il ritmo dell'accrescimento diminuisce gradualmente. La comparsa di ribonucleoprotidi (RNP) nel citoplasma è preceduta e dipende dalla comparsa di RNP nel nucleolo e nel nucleo. Sembra però che i RNP citoplasmatici siano chimicamente diversi da quelli nucleolari: si tratterebbe di un differente contenuto in uracile e guanina. Nel nucleolo sono identificabili entrambe le qualità di RNP: quella propria del nucleolo sarebbe meno solubile, più intimamente legata alla struttura nucleolare e di relativa inattività metabolica; quella riscontrabile anche nel citoplasma verrebbe prodotta in quantità proporzionali alle necessità delle sintesi proteiche che vi si svolgono.

Lo studio delle attività metaboliche mediante l'uso di fosforo marca-

* Istituto di Zoologia dell'Università di Bologna, diretto dal Prof. Enrico Vannini.
Lavoro finanziato con il contributo del C. N. R.

to P^{32} ha dimostrato che il nucleolo incorpora una quantità di P^{32} molte volte superiore a quella che si fissa nel citoplasma e che il 75% di tale aliquota è legata a RNP: è stato anche segnalato il passaggio di tali sostanze dal nucleo al citoplasma e mai l'inverso. Si può pertanto affermare che la sintesi proteica si inizia a livello del nucleolo per proseguire poi nel citoplasma: ipotesi proposta da tempo in seguito alle ricerche di Serra e Lopes (1945), Brachet (1947), Caspersson (1950).

Le ricerche condotte mediante osservazioni al microscopio elettronico per chiarire le funzioni svolte da talune differenziazioni citoplasmatiche (ergastoplasma, corpi di Golgi, ecc.) durante la sintesi proteica e la formazione del tuorlo (Brachet, 1957; Bolognari, 1958*a*, *b*; 1959*a*), stanno completando e, nelle grandi linee, vanno confermando le conoscenze che già erano acquisite da reperti ottenuti col microscopio ottico (Vannini, 1953*a*, *b*; Bolognari, 1954; Urbani, 1955; Cotronei e Urbani, 1957).

Manifestazioni particolarmente interessanti della attività del nucleolo sono la presenza di inclusioni vacuolari o filamentose, descritta da vari AA. (Estable e Sotelo, 1951; Borysko e Bang, 1951) e recentemente discussa da Serra (1958) e da Bolognari (1958*c*, 1959*b*) e il fenomeno descritto da Vannini (1954) e successivamente confermato da Bolognari (1956*b*, 1957*b*), consistente in una oscillazione ciclica di aumenti e di diminuzioni nelle dimensioni relative del nucleolo rispetto al citoplasma.

È opportuno che lo studio di questi problemi sia accompagnato dalla conoscenza degli aspetti morfologici presentati dagli ovociti a partire dagli stadi sinaptici fino alla completa maturazione. Le nostre cognizioni sulla ovogenesi degli Ascidiacei, trascurando le ricerche antiquate di Sabatier (1883) e degli AA. precedenti, si possono far risalire alla memoria di Floderus (1896) che ne descrisse gli aspetti fondamentali in diverse specie. Crampton (1899) prese soprattutto in considerazione, in *Molgula*, il formarsi del nucleo vitellino e la genesi delle sferule di tuorlo e così Bluntschli (1904), che esaminò l'accrescimento degli ovociti di *Cynthia*, fino dagli stadi più precoci. Loyez (1909) e Schaxel (1910) descrissero comparativamente in alcuni Ascidiacei la trasformazione, che avviene con modalità differenti a seconda della specie, dei mitocondri in globuli vitellini e l'accrescimento dell'ovocita, anche in relazione con la genesi delle sue cellule avvolgenti. Un lavoro anche più completo sulla attività di tutti i componenti citoplasmatici, sul contenuto in glicogeno e grassi e sulla parte sostenuta dalle cellule testacee e follicolari durante la vitellogenesi di *Ciona*, *Ascidia* e *Phallusia*, è quello di Hirs-

CHLER (1917). WERNICKE (1920) si occupò dell'accrescimento dell'uovo e della formazione del tuorlo, esaminando vari problemi, che vanno dalla prima formazione dell'ovario e dal differenziamento delle cellule germinali fino alla costituzione delle membrane ovulari in varie Ascidie. Un accurato studio del ruolo esplicato da vari organuli citoplasmatici, completato da osservazioni sul loro comportamento fino alla fecondazione, fu compiuto da HARVEY (1927) su *Ciona;* questo A., pur riconoscendo che i vacuoli nucleolari sono indice di una intensa attività, la ritiene inspiegabile, negando ai nucleoli « un ruolo visibile nell'ovocita in accrescimento ». Più recentemente, in *Ciona,* JÄGERSTEN (1935) ha descritto l'aspetto della sostanza fondamentale e di vari inclusi e costituenti nucleari e citoplasmatici, sforzandosi di distinguere le « formazioni vitali » dagli artefatti di tecnica; egli giunge ad ammettere che i globuli di tuorlo si formino dalla sostanza fondamentale del citoplasma, senza alcuna « correlazione morfologica con i mitocondri o con altri visibili componenti cellulari configurati ».

Esulano da questa schematica rassegna i lavori di numerosi altri AA. che si sono occupati della formazione e del significato delle cellule testacee e follicolari solo in quanto facenti parte degli involucri ovulari delle Ascidie. Tuttavia alcuni, studiando i rapporti intercorrenti fra tali cellule e l'ovocita, ritengono che le cellule testacee gli possano fornire una parte dei materiali di riserva: sotto forma di glicogeno, utilizzato però in gran parte nella elaborazione della tunicina dell'embrione (ZAVATTARI, 1922): di lipoidi, secondo HARVEY (1927); oppure che possano essere gli intermediari nell'elaborazione di sostanze proteiche da parte dell'ovocita, mediante materiali provenienti dal sangue (KONOPACKI, 1936).

Nella presente ricerca non ho affrontato i problemi dell'accrescimento ovocitario di un'Ascidia da questo particolare punto di vista; mi sono invece proposto di vedere quale fosse il comportamento dell'apparato nucleolare, durante le fasi previtellogenetica e vitellogenetica, in ovociti provvisti normalmente di un solo nucleolo, allo scopo di confrontarlo con quanto si verifica in *Patella,* i cui ovociti presentano un numero estremamente elevato di nucleoli (RANZOLI, 1953). La specie di Ascidiaceo da me prescelta, *Phallusia mamillata* (CUV.), ha il requisito di cui sopra; ha inoltre la prerogativa di avere un ovario molto esteso, date le notevoli dimensioni dell'animale, il che permette il reperto di ovociti in vari stadi di sviluppo in una medesima sezione microtomica; ha pure il vantaggio di essere abbondante sui fondali del Golfo di Napoli (SALFI, 1931) e quindi facilmente ottenibile in gran copia.

Materiale e tecnica

Il materiale utilizzato in queste ricerche proviene da esemplari ben sviluppati di *Phallusia mamillata* (CUV.) raccolti nel Golfo di Napoli, che mi sono stati forniti durante una breve permanenza alla Stazione Zoologica di Napoli. I lobuli dell'ovario, assieme ai diverticoli testicolari, si trovano ravvolti e inglobati da masse di vescicole del rene d'accumulo, in modo tale che è praticamente impossibile poterli isolare. Mi è sembrato quindi preferibile, anche per evitare le alterazioni post-mortali che una complessa dissezione avrebbe comportato, fissare piccoli pezzi del tessuto gelatinoso in cui sono localizzate le gonadi, prelevato nei pressi dell'ansa intestinale.

Ho impiegato il liquido di Bouin per avere una buona fissazione del nucleo e quello di Helly (Zenker formolico) per i migliori risultati nello studio dei nucleoli e dei RNP citoplasmatici. In entrambi i casi il materiale è stato incluso in paraffina con i metodi abituali e tagliato in fette seriali di 7 μ.

Altri frammenti della stessa provenienza sono stati invece conservati in formocalcio per essere inclusi, al momento del bisogno, in gelatina cresolata e tagliati al microtomo congelatore in fette di 9 μ.

Le colorazioni impiegate per il materiale incluso in paraffina sono state le seguenti di tipo generale: ematossilina-eosina; emallume-safranina-orange, che dà la possibilità di mettere in evidenza alcuni dettagli delle più fini strutture cellulari, che non vengono rivelate dalla colorazione precedente; ematossilina ferrica di Heidenhain; verde jodio-fucsina basica, secondo Zimmermann. Ho inoltre usato la miscela Unna-Pappenhaim di verde metile e pironina con il controllo della ribonucleasi (metodo di Brachet), per il riconoscimento dei RNP e la stessa miscela in soluzioni tamponate a pH scalati (metodo di Gerola e Vannini), per misurarne la concentrazione relativa. Ho eseguito, infine, la reazione plasmale di Feulgen e Voit per la ricerca dei complessi lipoprotidici, quella nucleare di Feulgen per rivelare i DNP e la reazione PAS di Mac Manus per mettere in evidenza i polisaccaridi, con il controllo della digestione salivare.

Le fette al congelatore sono state utilizzate per la colorazione dei lipidi con il Nero Sudan B; per la ricerca del colesterolo con i metodi di Schultz e Romieu; per l'esame a contrasto di fase negativo, assai adatto per studiare gli inclusi citoplasmatici.

I dati necessari per l'esame citometrico sono stati raccolti calco-

lando i volumi cellulari, nucleari e nucleolari di ovociti in secondo e terzo periodo di accrescimento, in numero tale da averne una serie per quanto possibile continua. Negli esemplari da me esaminati i lobuli della gonade si presentarono pieni di ovociti di ogni dimensione e grado di sviluppo: questo mi permise di effettuare tutte le misurazioni su materiale proveniente da un unico individuo di *Phallusia*. Ho potuto così eliminare la possibilità che eventuali differenze nel ritmo di accrescimento degli ovociti tra individuo e individuo, oppure un diverso responso ai trattamenti che dalla fissazione portano all'inclusione, potessero influire sul risultato finale.

Il volume degli ovociti è stato ricavato seguendo il metodo già usato in precedenza con *Patella*. Mediante una camera lucida Zeiss e una appropriata scelta dei mezzi ottici e della distanza di lavoro, ho ottenuto sul piano di disegno un ingrandimento totale di 1000 diametri, che permette di avere una corrispondenza esatta tra micron del preparato e millimetri del disegno; in questo modo potei effettuare direttamente le misurazioni, senza introdurre fattori di riduzione, che complicando i calcoli aumentano la probabilità di errori.

In queste condizioni ho disegnato con accuratezza i contorni cellulari, quelli del nucleo e del nucleolo di 99 ovociti di *Phallusia*, la cui maturazione andava dall'inizio del secondo periodo di accrescimento (fase previtellogenetica) alla fine del terzo (fase vitellogenetica) e le cui dimensioni risultarono comprese fra 268 μ^3 e 812.000 μ^3. La maggior parte di tali ovociti, eccetto quelli più piccoli, occupa un numero talvolta ragguardevole di sezioni seriali di 7 μ; le dimensioni maggiori, trattandosi di cellule più o meno regolarmente sferoidali, si riscontrano in quelle sezioni in cui è compreso il nucleo; tuttavia, per eliminare possibili errori, ho ritenuto preferibile disegnarne alcune altre in più. Per ogni ovocita ho scelto le sezioni in cui citoplasma, nucleo, nucleolo mostravano ciascuno la superficie più estesa (i casi dubbi sono stati risolti sovrapponendo i disegni) e ne ho misurato i diametri maggiori e quelli ad essi perpendicolari; il terzo diametro è stato calcolato facendo la media fra i due. I volumi sono stati quindi ricavati applicando la formula dell'elissoide, semplificata come segue:

$$V = \frac{\pi}{6} d_1 d_2 \left(\frac{d_1 + d_2}{2} \right)$$

I dati così ottenuti sono stati utilizzati per confrontare il ritmo di accrescimento del nucleo e del nucleolo rispetto a quello dell'ovocita. Ho pertanto tracciato due diagrammi cartesiani, riportando in entram-

bi, sull'asse delle ascisse, i valori dei volumi ovocitari; su quello delle ordinate, in uno i volumi dei nuclei e nell'altro i volumi dei nucleoli. Tutti questi valori sono stati espressi mediante i rispettivi logaritmi decimali per evitare, nell'esecuzione dei grafici, l'eccessivo affollamento o, addirittura, la sovrapposizione dei punti corrispondenti ai dati degli ovociti più piccoli e la dispersione di quelli degli ovociti più grandi.

Una ulteriore elaborazione dei dati precedentemente ottenuti è consistita nel calcolare, per ogni ovocita, i seguenti quozienti volumetrici: il rapporto nucleo-plasmatico N/P, quoziente fra il volume nucleare e quello del citoplasma (differenza tra protoplasma e nucleo); il rapporto nucleolo-plasmatico n/P, quoziente fra il volume nucleolare e quello citoplasmatico; infine il rapporto nucleolo-nucleare n/N, quoziente tra il volume nucleolare e quello nucleare diminuito del nucleolo (Tabella III, pag. 259). I valori, riportati sulle ordinate di tre diagrammi cartesiani, aventi sulle ascisse i logaritmi dei volumi ovocitari, hanno permesso di ottenere un'indicazione di come variano, durante l'accrescimento ovocitario, la grandezza *relativa* del nucleo e del nucleolo rispetto al citoplasma e del nucleolo rispetto al nucleo.

Osservazioni sull'accrescimento degli ovociti

Gli ovociti di volume inferiore ai 250 μ^3 sono disposti a piccoli gruppi o in cordoni di una decina di elementi, situati qua e là fra gli ovociti più grandi. Essi hanno citoplasma scarso e difficilmente colorabile, nucleo con filamenti e zolle Feulgen-positivi e, spesso, i cromosomi della profase maturativa; si nota un grosso nucleolo eosinofilo. Quelli di dimensioni immediatamente superiori presentano ancora nel nucleo una esile trama di filamenti sottili e sfrangiati Feulgen-positivi (*lampbrush chromosomes*), che si colora anche con le ematossiline: queste permettono di mettere in evidenza anche delle zolle che sono Feulgen-negative; il nucleolo è relativamente grande, eosinofilo, ma si colora anche con la safranina. Il citoplasma, piuttosto scarso, ha una struttura finemente alveolare, con maglie basofile colorate dalle ematossiline, dalla safranina, dal verde jodio e con lacune acidofile colorate dall'eosina e dall'orange (Tav. XXXIV, fig. 1).

Gli ovociti sin qui descritti sono gli unici di tutta la serie maturativa a presentare una Feulgen-positività; tutti quelli di dimensioni maggiori non hanno, in nessuna loro parte, DNP in quantità rivelabile con la reazione di Feulgen. Il nucleolo, in particolare, non presenta nem-

meno una lieve reazione positiva in ovociti di qualsivoglia dimensione, né mi è stato possibile rilevare, in *Phallusia,* i granuli Feulgen-positivi descritti in altre ovogenesi da Bolognari (1956*a*, 1957*a*) e da altri AA.

Oltre i 1000μ^3 (Tav. XXXIV, fig. 2) gli ovociti hanno un nucleolo a contorno netto che assume lievemente l'eosina, ma anche le ematossiline, la fucsina della miscela di Zimmermann e, soprattutto, la safranina. Il nucleo presenta una struttura simile a quella già descritta in precedenza, ma la sua affinità per i coloranti basici è aumentata, particolarmente per la safranina; intorno al nucleolo si nota un alone meno colorato. A contrasto di fase il nucleo ha un aspetto spugnoso, con piccoli punti brillanti nella trama. Il citoplasma, che ha una struttura grossolanamente alveolare, è ora ben visibile e colorabile: la trama, basofila, prende l'ematossilina e sia il verde metile che la pironina, mentre le lacune, costituite da grosse zolle eosinofile, si colorano bene anche con la safranina. Intorno al nucleo c'è una zona ben colorata in azzurro dal verde jodio; le parti periferiche della cellula sono leggermente PAS-positive. A contrasto di fase la trama del citoplasma risulta chiara, le zolle più scure.

Il nucleolo degli ovociti compresi fra 3000 e 30.000μ^3 diviene, progressivamente, più basofilo e si colora in modo intenso con le ematossiline, la safranina e la pironina; nei preparati colorati con lo Zimmermann è rosso vivo e, in alcuni casi, azzurro chiaro con una semiluna rossa; talvolta alla sua superficie si osservano delle piccole protuberanze, alcune appena accennate, altre molto sporgenti (Tav. XXXIV, fig. 3); i vacuoli nucleolari, eosinofili e non pironinofili, sono PAS positivi (Tav. XXXIV, fig. 4) e, a contrasto di fase, appaiono come puntini brillanti. Il nucleo ha un aspetto finemente schiumoso, visibile anche a contrasto di fase, con alcune piccolissime zolle basofile; è, nel complesso, lievemente pironinofilo e si colora bene con la safranina. Nella zona circostante il nucleolo si vede spesso un alone di gocciole ben colorate, come il nucleolo, dalla fucsina basica della miscela di Zimmermann, che le mette in evidenza anche nella zona perinucleare del citoplasma; esse non sono visibili nei preparati al verde metile-pironina. Il citoplasma conserva la struttura alveolare con grosse zolle eosinofile, colorate dall'orange ed anche da safranina, pironina e verde jodio e altre molto piccole, puntiformi, intensamente colorate dall'ematossilina. Compaiono a questo punto alcune piccole gocciole che prendono il Nero Sudan B.

Negli ovociti di volume superiore a 35.000μ^3 il nucleolo è ancora fortemente basofilo e presenta più numerosi i vacuoli chiari PAS-posi-

tivi, spesso disposti tutti vicini o in fila e circondati da un'area pironinofila (Tav. XXXIV, fig. 5); si vedono anche delle grosse gocce scure riconoscibili a contrasto di fase e colorate dalla safranina. Il nucleo, che ha struttura finemente alveolare, con piccole zolle, filamenti basofili e gocciole eosinofile, viene ben colorato dalla safranina, che mette in evidenza alcune zolle regolarmente addossate alla membrana, ma dimostra invece poca affinità per la pironina e il verde jodio; si vedono pure alcune zolle colorate dall'orange. La struttura alveolare del citoplasma ora ha una trama più delicata; sono sempre visibili le zolle grandi e piccine (Tav. XXXV, fig. 6), che dimostrano però una minore affinità per i coloranti acidi e basici e in particolare per il verde jodio. Si vedono inoltre alcune minute granulazioni PAS-positive (Tav. XXXV, fig. 8). Nei preparati al Nero Sudan B si osserva come dal contorno del nucleo si irradii una sottile struttura alveolare con numerose gocciole nere, mentre alla periferia il citoplasma appare vuoto (Tav. XXXV, fig. 9).

In ovociti più grossi, del volume di circa 200.000 μ^3, la basofilia del nucleo diminuisce più di quella del citoplasma, che ha un'impalcatura a maglie larghe e regolari leggermente colorate dalle ematossiline e con grandi zolle che assumono la safranina ma anche l'eosina e l'orange; a contrasto di fase sono visibili delle gocciole scure. Il nucleolo ha quasi perduto ogni affinità per le ematossiline ma conserva quella per la fucsina basica, la pironina, la safranina.

Ovociti di dimensioni ancora maggiori mostrano ancora una certa basofilia del nucleolo, nel quale talvolta si trovano vacuoli particolarmente visibili all'ematossilina ferrica di Heidenhain. Il nucleo è interamente occupato da una esile trama lievemente basofila e da zolle o gocce colorate dall'eosina e dall'orange; è PAS-negativo e a contrasto di fase mostra la solita struttura spugnosa. La membrana nucleare è increspata, in sezione ha contorno sinuoso. Il citoplasma presenta una fine struttura alveolare leggermente basofila e grosse zolle che si colorano con la safranina, l'eosina e l'orange (Tav. XXXV, fig. 7). La PAS-positività è aumentata e così pure il numero delle gocce colorate dal Nero Sudan B (Tav. XXXV, figg. 8, 9).

Nei più grossi ovociti studiati (700-800.000 μ^3) il nucleolo, benché si colori ancora intensamente in rosso con la safranina e le miscele di Zimmermann e Unna-Pappenhaim, sembra avere perduto quasi completamente ogni affinità per gli altri coloranti. Sono ancora presenti piccoli vacuoli PAS-positivi, visibili a contrasto di fase. Il nucleo è poco colorabile, ma conserva delle zolle che assumono l'orange. Il citoplasma

è farcito di sferule, colorate da eosina e orange, fra le quali si osservano piccole punteggiature safraninofile. Le sferule PAS-positive sono molto brillanti a contrasto di fase e completamente scure con il Nero Sudan B.

I preparati di controllo del metodo di Brachet (trattati con ribonucleasi) hanno permesso di constatare che le sostanze colorate dalla pironina *negli ovociti* sono effettivamente RNP.

I preparati di controllo del metodo di Mac Manus (digestione salivare) hanno assunto una colorazione un po' meno intensa *in tutte le parti a reazione positiva,* dimostrando la contemporanea presenza di glicogeno e di altri polisaccaridi.

La reazione plasmale di Feulgen e Voit, che dovrebbe rivelare la presenza di particolari complessi lipoprotidici, è risultata negativa in tutti gli ovociti.

Un esito negativo ha pure avuto la ricerca del colesterolo con i metodi di Schultz e Romieu.

Osservazioni sulla concentrazione dei ribonucleoprotidi durante il secondo e terzo periodo di accrescimento

La valutazione della concentrazione relativa dei RNP nel citoplasma nucleo e nucleolo degli ovociti è stata compiuta applicando la colorazione di Unna-Pappenhaim in soluzioni tamponate a pH diversi. Il metodo già usato in un mio precedente lavoro, è ormai noto nelle sue modalità. Esso si basa sulla constatazione che, quando in un tessuto o in una cellula si trovano elevate quantità di RNP, la colorazione ad opera della pironina è apprezzabile anche ai pH alcalini, che agiscono rendendo minima la solubilità del colore e favoriscono invece l'assunzione del verde metile da parte degli stessi tessuti o cellule. In tali condizioni la presenza di RNP è rivelata da una tinta bluastra o violacea, dovuta alla sovrapposizione di tonalità differenti di rosso e di verde.

Un esame accurato esige l'allestimento di una serie completa di preparati, dai pH più acidi a quelli più alcalini, perchè i limiti, entro i quali i coloranti agiscono simultaneamente, variano in modo sensibile a seconda del fissativo e della specie esaminata. In *Phallusia* si osserva che il citoplasma e il nucleolo vengono colorati dalla sola pironina, con uno stesso tono di rosso ma con diversa intensità, quando la miscela di Pappenhaim è diluita in soluzioni tamponate a pH 5 e a pH 6. A pH 11 solo il verde metile agisce colorando con differente intensità tutti i costituenti cellulari. A pH intermedi si hanno combinazioni dei due

colori, dal rosso violaceo al blu verde. In base alle osservazioni compiute su ovociti di ogni dimensione, colorati con soluzioni tamponate a pH crescenti di una unità da 5 a 11, ho compilato due tabelle, suddividendo in cinque classi di grandezza gli ovociti che presentano caratteristiche comuni per il colore assunto dal citoplasma (Tab. I) e dal nucleolo (Tab. II).

Esaminando la Tabella I si vede anzitutto che esiste una corrispondenza tra la maggiore o minore intensità con cui il citoplasma assume gli abituali coloranti e l'affinità per la pironina o per il verde metile o per entrambi, a seconda del pH. Ma si osserva pure che il massimo grado di pironinofilia e, quindi, la maggiore concentrazione di RNP (rivelata dalla presenza di una tonalità verde bluastra a pH10) si trova negli ovociti di volume compreso fra 3000 e 35.000μ^3; viceversa quelli più piccoli e i più grandi mostrano una colorabilità analoga solamente fino a pH 8. Nella Tabella questo fatto è messo in risalto dalla linea scura che circonda la «zona di viraggio» in cui agiscono entrambi i coloranti, producendo una tonalità dal violaceo al bluastro.

I nucleoli, come è schematizzato nella Tabella II, hanno un comportamento alquanto diverso. L'affinità per la pironina, scarsa in quelli degli ovociti più piccoli, aumenta e raggiunge il massimo in quelli degli ovociti di volume superiore a 3000μ^3 e si conserva anche nei più voluminosi ovociti studiati. La concentrazione di RNP si mantiene molto elevata, come è dimostrato dal permanere di una tonalità violacea nel nucleolo anche a pH 10. Ciò è confermato anche dai controlli compiuti con la ribonucleasi. La «zona di viraggio», compresa tra le linee più marcate nella Tabella II, è assai più ristretta che nel caso del citoplasma.

Osservazioni sul ritmo di accrescimento del nucleo e del nucleolo rispetto al citoplasma e sulle variazioni dei rispettivi rapporti volumetrici

Le variazioni del volume nucleare rispetto alle corrispondenti variazioni del volume degli ovociti in accrescimento sono espresse graficamente nel Diagramma I, che porta sull'asse delle ascisse i volumi ovocitari e su quello delle ordinate i volumi nucleari. Risulta evidente che durante tutta la maturazione i punti corrispondenti ai volumi dei singoli nuclei sono disposti, con una certa regolarità, in una fascia abbastanza ristretta, parallela alla bisettrice dell'angolo fra gli assi cartesiani. Se ne può dedurre un rapporto di diretta proporzionalità fra

TABELLA I

Colorazione assunta dal citoplasma degli ovociti di Phallusia *con la miscela Unna-Pappenhaim in soluzioni tamponate ai pH indicati. La zona racchiusa entro una linea marcata corrisponde ad affinità per entrambi i coloranti.*

	VOLUMI OVOCITARI IN μ^3				
pH	250-1000	1000-3000	3000-35.000	35.000-200.000	200.000-800.000
11	verde	verde	verde intenso	verde	verde
10	verde	verde intenso	blu verde intenso	verde intenso	verde
9	verde chiaro	blu verde	blu violaceo intenso	blu verde	verde chiaro
8	viola pallido	viola	viola intenso	viola	viola pallido
7	rosso violaceo chiaro	rosso violaceo	rosso violaceo intenso	rosso violaceo	rosso violaceo chiaro
6	rosa	rosso	rosso intenso	rosso	rosa
5	rosa	rosso	rosso	rosa	rosa

TABELLA II

Colorazione assunta dai nucleoli degli ovociti di Phallusia *con la miscela Unna-Pappenhaim in soluzioni tamponate ai pH indicati. La zona racchiusa entro una linea marcata corrisponde ad affinità per entrambi i coloranti.*

	VOLUMI OVOCITARI IN μ^3				
pH	250-1000	1000-3000	3000-35.000	35.000-200.000	200.000-800.000
11	verde	verde	verde intenso	verde intenso	verde intenso
10	verde	verde	viola bluastro	viola bluastro	viola bluastro
9	viola pallido	viola pallido	rosso	rosso	rosso
8	viola pallido	rosso	rosso	rosso	rosso
7	rosso chiaro	rosso	rosso	rosso	rosso
6	rosa	rosso	rosso	rosso	rosso
5	rosa	rosa	rosso	rosso	rosso

TABELLA III

Volumi e rapporti degli ovociti di Phallusia, *in ordine crescente.*

	Volume ovocita	Volume nucleo	Volume nucleolo	$\frac{N}{P}$	$\frac{n}{N}$	$\frac{n}{P}$
1	268	34	1,35	0,145	0,0477	0,0066
2	312	47	1,55	0,177	0,0341	0,0058
3	321	47	1,55	0,171	0,0341	0,0056
4	363	47	1,75	0,148	0,0414	0,0055
5	377	22	1,55	0,061	0,0243	0,0043
6	377	86	4,18	0,295	0,0510	0,0143
7	418	43	1,55	0,114	0,0373	0,0041
8	418	101	4,18	0,318	0,0431	0,0131
9	524	65	1,55	0,141	0,0240	0,0033
10	594	86	4,18	0,169	0,0510	0,0082
11	671	113	2,72	0,202	0,0246	0,0048
12	674	113	4,18	0,201	0,0384	0,0074
13	1009	110	1,55	0,123	0,0142	0,0017
14	1021	86	4,18	0,091	0,0510	0,0044
15	1090	86	4,18	0,085	0,0510	0,0041
16	1090	212	4,18	0,241	0,0201	0,0047
17	1409	321	4,18	0,227	0,0131	0,0029
18	1431	143	7,82	0,111	0,0541	0,0060
19	1572	86	4,18	0,057	0,0510	0,0028
20	1698	110	4,18	0,069	0,0395	0,0026
21	2071	264	21,94	0,146	0,0906	0,0121
22	2091	674	86,19	0,525	0,1466	0,0047
23	2146	220	1,75	0,114	0,0801	0,0009
24	2933	212	7,82	0,077	0,0382	0,0028
25	3554	519	33,44	0,171	0,0688	0,0110
26	3678	503	86,19	0,158	0,2067	0,0271
27	3822	1022	47,02	0,365	0,0482	0,0167
28	3888	363	47,02	0,103	0,1488	0,0133
29	4383	321	47,02	0,079	0,1716	0,0155
30	4809	448	21,94	0,102	0,0514	0,0050
31	4842	899	47,02	0,227	0,0551	0,0119
32	5070	1009	33,44	0,248	0,0342	0,0082
33	5137	377	21,94	0,079	0,0617	0,0046
34	6439	805	65,29	0,142	0,0882	0,0115
35	6551	692	33,44	0,118	0,0507	0,0057
36	7164	1580	65,29	0,282	0,0431	0,0116
37	8124	1254	142,62	0,182	0,1283	0,0207
38	8542	1808	142,62	0,268	0,0856	0,0211
39	8542	2113	47,02	0,328	0,0227	0,0073
40	8992	880	176,06	0,108	0,2501	0,0217
41	9470	982	47,02	0,115	0,0520	0,0055
42	9581	697	14,09	0,078	0,0206	0,0015
43	10314	795	65,29	0,083	0,0894	0,0068
44	11499	1949	86,19	0,204	0,0462	0,0090
45	11947	1431	65,29	0,136	0,0478	0,0062
46	12057	1550	112,86	0,147	0,0785	0,0107
47	14831	2146	86,19	0,169	0,0418	0,0067
48	15186	1372	65,29	0,099	0,0499	0,0047
49	15327	2432	86,19	0,188	0,0367	0,0066

(segue Tabella III)

	Volume ovocita	Volume nucleo	Volume nucleolo	$\frac{N}{P}$	$\frac{n}{N}$	$\frac{n}{P}$
50	15450	1409	62,70	0,100	0,0465	0,0044
51	15464	1273	47,02	0,089	0,0383	0,0033
52	16341	1550	47,02	0,104	0,0312	0,0031
53	16957	3584	112,86	0,268	0,0325	0,0084
54	17765	1933	142,62	0,122	0,0796	0,0090
55	17950	2334	21,94	0,149	0,0167	0,0014
56	18399	1022	109,72	0,058	0,1202	0,0063
57	18814	899	47,02	0,050	0,0551	0,0026
58	18814	2806	86,19	0,175	0,0395	0,0053
59	20310	3554	65,29	0,212	0,0187	0,0038
60	21404	1431	86,19	0,143	0,0640	0,0086
61	21513	1580	179,22	0,079	0,1279	0,0089
62	22008	1737	142,62	0,085	0,0894	0,0070
63	22397	3883	31,35	0,209	0,0081	0,0016
64	23066	1901	112,86	0,089	0,0631	0,0053
65	24603	3018	142,62	0,139	0,0496	0,0066
66	25612	519	14,09	0,100	0,0279	0,0027
67	26762	1273	62,70	0,049	0,0518	0,0024
68	27140	2300	47,02	0,092	0,0208	0,0018
69	27235	2539	219,45	0,102	0,0946	0,0088
70	29775	1486	179,22	0,052	0,1371	0,0063
71	31875	2113	142,62	0,070	0,0723	0,0047
72	32289	3883	219,45	0,134	0,0599	0,0077
73	33452	2539	179,22	0,082	0,0759	0,0057
74	34762	4512	65,29	0,149	0,0146	0,0021
75	35341	7193	47,02	0,251	0,0065	0,0016
76	35578	7244	112,86	0,255	0,0158	0,0039
77	48876	12780	142,62	0,227	0,0112	0,0025
78	59011	9470	65,29	0,191	0,0069	0,0013
79	66684	5533	263,34	0,090	0,0499	0,0043
80	102691	13356	320,00	0,149	0,0245	0,0035
81	126088	7860	179,22	0,066	0,0233	0,0014
82	176064	14085	320,00	0,086	0,0232	0,0019
83	264096	26057	219,45	0,109	0,0084	0,0009
84	293964	22880	446,72	0,084	0,0199	0,0016
85	295688	75860	219,45	0,345	0,0029	0,0009
86	359171	17030	179,22	0,049	0,0106	0,0005
87	418017	38624	381,99	0,092	0,0099	0,0009
88	432238	44491	267,52	0,114	0,0060	0,0006
89	447472	71243	219,45	0,189	0,0030	0,0005
90	458735	43605	219,45	0,105	0,0050	0,0005
91	496765	40851	47,02	0,089	0,0011	0,0010
92	517562	55106	112,86	0,119	0,0020	0,0002
93	536778	70433	446,72	0,151	0,0063	0,0010
94	581581	77729	176,06	0,154	0,0022	0,0003
95	635628	46240	109,72	0,078	0,0023	0,0001
96	650949	65395	65,29	0,111	0,0009	0,0001
97	664168	64557	263,34	0,107	0,0042	0,0004
98	681651	80362	446,72	0,133	0,0058	0,0005
99	812986	96294	142,62	0,134	0,0014	0,0019

l'aumento di volume del nucleo e quello del citoplasma; che il ritmo con cui si accresce il nucleo corrisponde, cioè, a quello del citoplasma e che entrambi sono costanti, entro limiti abbastanza ristretti, per tutta la durata del II e III periodo di accrescimento.

Il ritmo seguito dal nucleolo durante lo sviluppo ovocitario si ricava

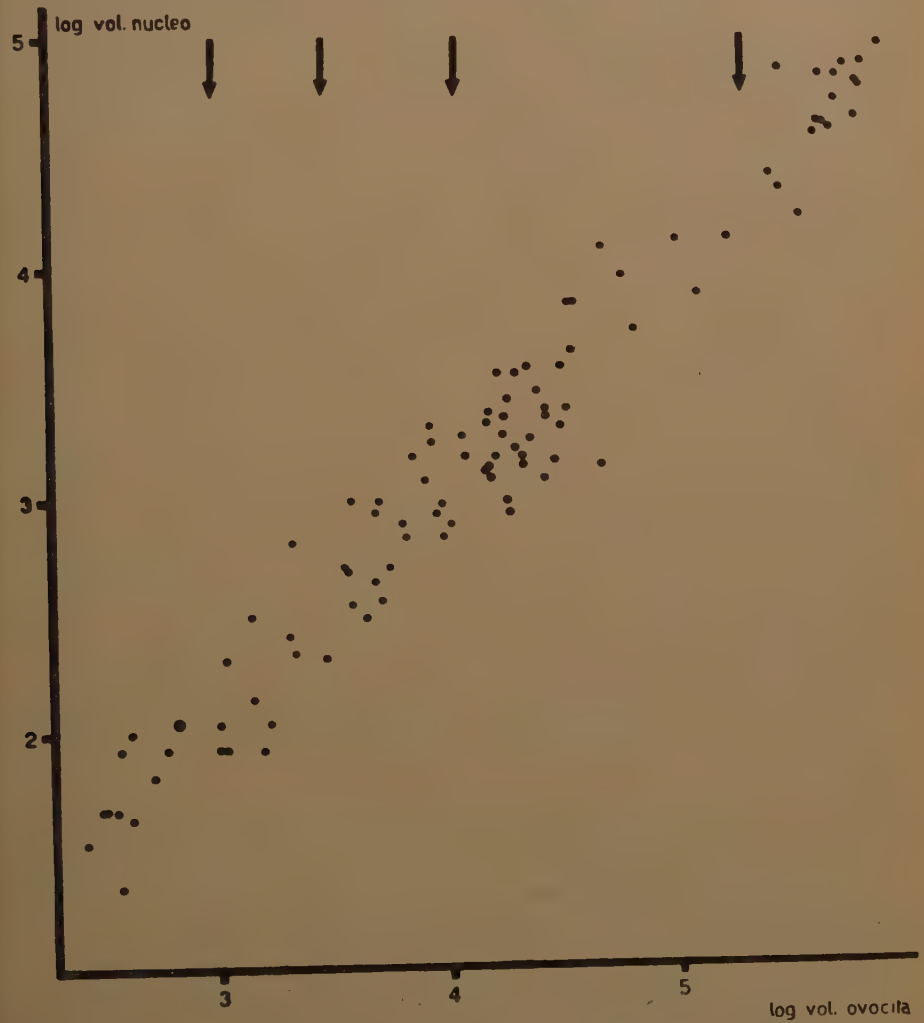


Diagramma I. — Accrescimento del volume del nucleo confrontato con quello dell'ovocita. Ad ogni punto corrisponde un ovocita: i punti più marcati corrispondono alla sovrapposizione di due valori; le frecce indicano i punti di separazione tra i cinque gruppi di volumi ovocitari considerati nelle Tabelle I e II.

dal Diagramma II, in cui sono riportati i volumi ovocitari sull'asse dell ascisse e quelli nucleolari sulle ordinate. Da un primo esame risult subito evidente un andamento assai diverso da quello osservato in pre cedenza per i volumi nucleari. L'aumento volumetrico è infatti rapido costante negli ovociti dei primi tre gruppi, aventi un volume compres entro i 35.000μ^3, cioè quelli che sono in II periodo di accrescimento. Ne gli ovociti che iniziano il III periodo di accrescimento le dimensioni de nucleolo tendono a divenire stazionarie: la zona che comprende i punt corrispondenti ai volumi nucleolari si flette, a questo punto, fino a essere parallela all'asse delle ascisse. Nei più grossi ovociti, in cui i tuorlo si è già formato, si osserva infine una diminuzione delle dimen sioni dei nucleoli, rivelata dalla curva che, nel tratto terminale, s piega decisamente verso il basso.

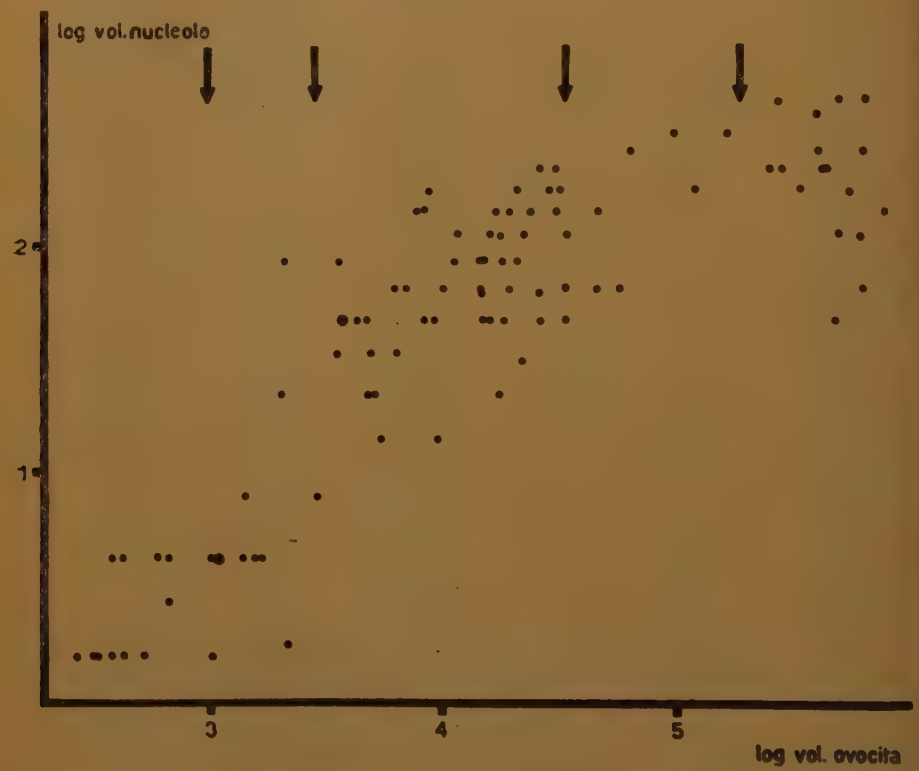


Diagramma II. — Accrescimento del volume del nucleolo confrontato con quello dell'ovocita. Altre spiegazioni come nel Diagramma I.

Tenendo presente il diverso ritmo accrescitivo del nucleo e del nucleolo, vediamo ora come variano le grandezze relative del nucleo e del nucleolo rispetto al citoplasma e quelle del nucleolo rispetto al nucleo, riferendoci alle stesse fasi dell'accrescimento ovocitario considerate poc'anzi. Dall'esame del Diagramma III, si può vedere che il rapporto nucleo-plasmatico N/P si mantiene nel complesso quasi costante, entro limiti variabili assai ampi per gli ovociti degli stadi previtellogenetici e

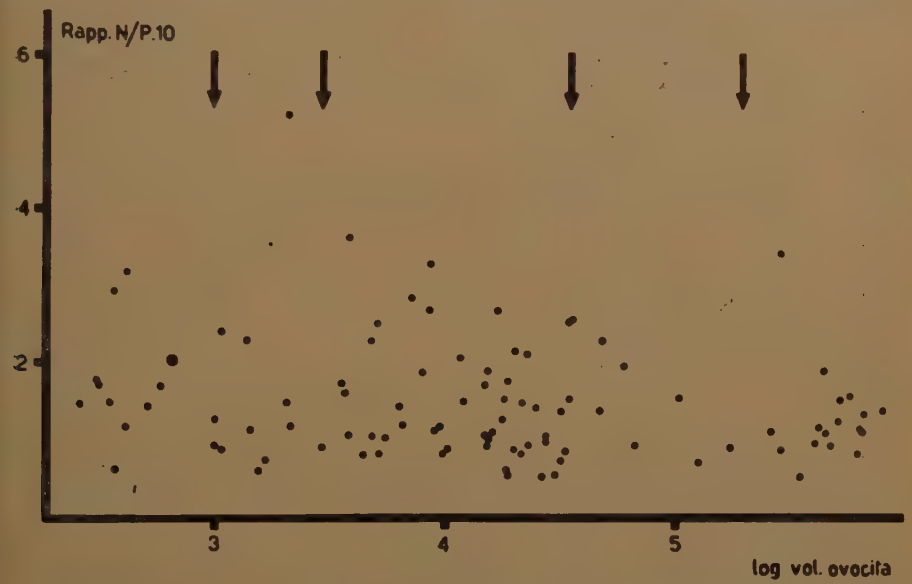


Diagramma III. — Variazioni del rapporto nucleo-plasmatico N/P con l'accrescersi del volume ovocitario. Altre spiegazioni come nel Diagramma I.

più ristretti per quelli che sono in fase vitellogenetica. L'aspetto del diagramma potrebbe far pensare ad una diminuzione del rapporto N/P; ma bisogna tener presente che una tale diminuzione interesserebbe non solo il limite superiore, ma anche quello inferiore: invece quest'ultimo non scende sotto a un valore minimo, che è lo stesso durante tutta l'ovogenesi. Questo comportamento è l'ovvia conseguenza della diretta proporzionalità esistente fra accrescimento nucleare e citoplasmatico.

Un andamento ben diverso si osserva, infatti, esaminando le variazioni dei rapporti nucleolo-nucleare e nucleolo-plasmatico, riferentisi entrambi all'accrescimento del nucleolo, che non è proporzionale, come si è visto, a quello del citoplasma.

Il rapporto nucleolo-nucleare n/N (Diagramma IV), da valori che, nella prima fase dell'accrescimento ovocitario, sono compresi in una fascia relativamente bassa, aumenta in modo notevole alla fine della seconda e nella terza, per discendere poi bruscamente alla fine di quest'ultima, raggiungendo, nei grossi ovociti ricchi di tuorlo, un livello assai inferiore a quello iniziale.

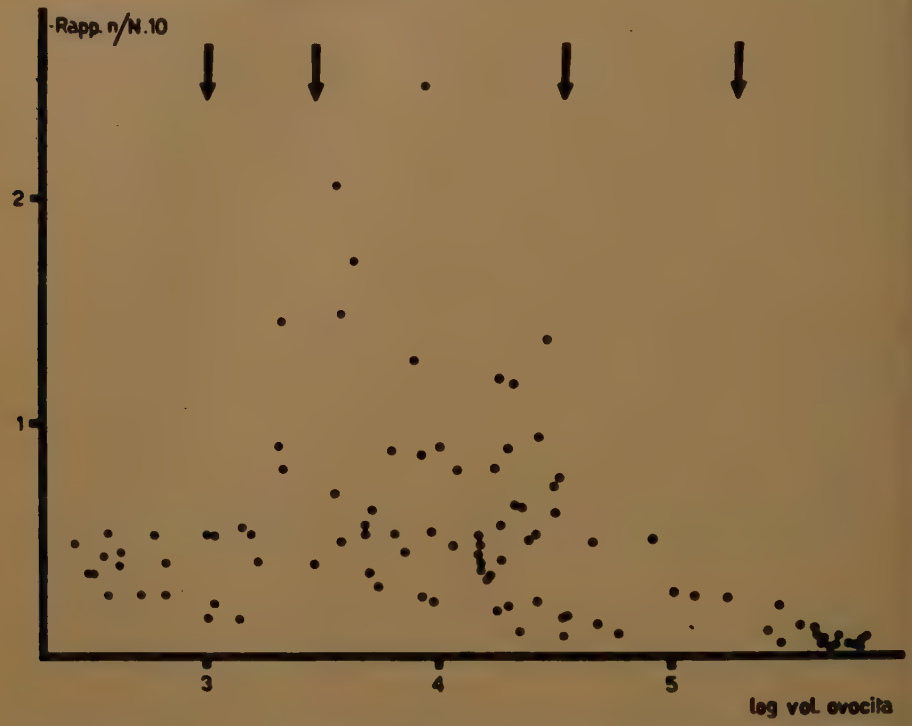


Diagramma IV. — Variazioni del rapporto nucleolo-nucleare n/N con l'accrescersi del volume ovocitario. Altre spiegazioni come nel Diagramma I.

Un andamento analogo si registra per il rapporto nucleolo-plasmatico n/P (Diagramma V), ma con una dispersione minore dei punti corrispondenti ai valori dei singoli ovociti, negli stadi intermedi dell'ovogenesi. Una tale coincidenza fra le variazioni dei rapporti n/N e n/P non è affatto casuale, ma dipende esclusivamente dall'esistenza di una diretta proporzionalità, durante tutta l'ovogenesi, fra accrescimento del nucleo e del citoplasma; bisogna infatti tener presente che, nel nostro

caso, in entrambi i diagrammi il ritmo accrescitivo del nucleolo viene confrontato con quello del citoplasma.

Discussione e conclusioni

La successione delle varie fasi dell'accrescimento ovocitario in *Phallusia mamillata* non differisce in modo sostanziale da quanto si riscon-

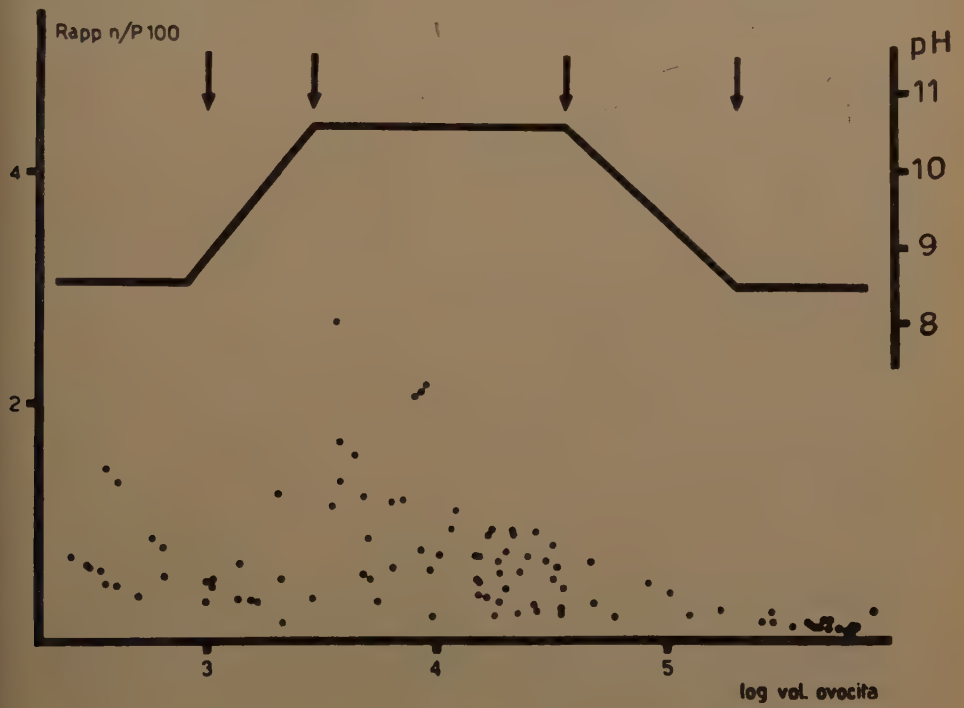


Diagramma V. — Variazioni del rapporto nucleolo-plasmatico n/P con l'accrescersi del volume ovocitario. Altre spiegazioni come nel Diagramma I.

tra normalmente durante lo svolgersi dell'ovogenesi. Lo studio del comportamento del nucleolo, durante il secondo periodo di accrescimento (fase previtellogenetica) e il terzo periodo di accrescimento (fase vitellogenetica), ha permesso di mettere in evidenza la correlazione esistente fra i fenomeni che si svolgono nel nucleolo e quelli che si susseguono nel citoplasma. Dopo la scomparsa delle sostanze Feulgen-positive dal nucleo degli ovociti in profase maturativa si assiste, di pari passo con

l'aumento delle dimensioni cellulari, ad un graduale e progressivo incremento delle sostanze basofile e ribonucleoprotidiche (RNP). Tali sostanze nel succo nucleare non raggiungono mai una concentrazione paragonabile a quella che si riscontra in *Patella* (Ranzoli, 1953). Quando l'ovocita raggiunge un volume approssimativo di 30.000μ^3, esso presenta la massima concentrazione di sostanze basofile e di RNP nel citoplasma.

A questo punto si può considerare terminata la fase previtellogenetica: in seguito, le dimensioni cellulari continuano ad aumentare, mentre nel citoplasma appaiono gocciole PAS positive che si colorano pure con il Sudan Nero e le granulazioni che preludono alla formazione delle sferule di tuorlo. Con il graduale e continuo formarsi e accumularsi del tuorlo, le dimensioni degli ovociti aumentano fortemente fino a raggiungere il volume di 700-800.000μ^3, proprio degli ovociti maturi; nello stesso tempo la basofilia del citoplasma e il suo contenuto in RNP vanno progressivamente riducendosi: invece il nucleolo conserva sempre le caratteristiche della fase previtellogenetica, a differenza di quanto si riscontra negli ovociti di *Patella,* i cui numerosissimi nucleoli sono difficilmente colorabili al termine dell'ovogenesi.

Questi risultati concordano, nelle linee generali, con quanto è stato recentemente descritto da Bolognari (1954, 1956*b*) in *Aplysia depilans* e con i reperti, ormai numerosi, ottenuti da vari AA. in animali appartenenti ai gruppi zoologici anche più lontani fra loro.

L'accrescimento del nucleolo durante l'ovogenesi, rispetto al ritmo di accrescimento del nucleo e del citoplasma, è stato studiato anche in rapporto alla concentrazione relativa di RNP nel citoplasma, allo scopo di mettere in evidenza l'attività funzionale del nucleolo, durante un periodo di intensa attività costruttiva, quale la deutoplasmogenesi. Una misurazione approssimativa della concentrazione di RNP è possibile, qualora sia sufficiente un criterio di valutazione relativa, utilizzando il punto di viraggio tra l'affinità per il verde metile e quella per la pironina. Tale viraggio, che avviene a pH tanto più alcalini quanto maggiore è la quantità di RNP, è reso manifesto da una colorazione dal violaceo al bluastro, dovuta alla sovrapposizione dei due colori. Per confrontare i dati ottenuti, esposti nella Tabella II, con le variazioni del rapporto n/P durante la maturazione, è stato riportato sul Diagramma V il pH di viraggio degli ovociti studiati, ripartiti in cinque categorie a seconda delle dimensioni. Il tracciato della linea spezzata, riferito alla scala posta in alto a destra, mette in evidenza una concordanza significativa tra l'aumento del rapporto n/P e la concentrazione relativa di RNP nel citoplasma: negli ovociti di volume compreso fra i 3000 e i 30.000μ^3, cui

corrispondono i più elevati valori del rapporto, si ha la maggiore concentrazione; nei più piccoli e nei più grandi si osservano concentrazioni minori in corrispondenza a valori di minore entità del rapporto n/P.

Una simile concordanza, già riscontrata in *Patella* e successivamente descritta nell'ovogenesi di molti altri invertebrati, si può considerare una definitiva conferma all'ipotesi che il nucleolo sia l'organulo cellulare che, durante i primi stadi dell'ovogenesi, presiede all'elaborazione dei RNP che si vanno accumulando nel citoplasma: tali sostanze vengono successivamente utilizzate nella genesi del tuorlo e, ancora, durante il cospicuo accrescimento volumetrico che ne consegue, per la costruzione di citoplasma ovulare specifico. L'attività del nucleolo a questo punto si riduce fortemente, come dimostra la diminuzione del suo volume relativo rispetto al nucleo e al citoplasma (rapporti n/N e n/P, Diagramma IV e V) e pertanto i RNP utilizzati non vengono più rimpiazzati: la loro concentrazione nel citoplasma si abbassa perciò gradatamente.

Si può supporre che i RNP formatisi a livello del nucleolo si scindano in RNA e in proteine per passare nel nucleo e da questo nel citoplasma. Infatti, negli ovociti di volume compreso fra i 3000 e i 30.000μ^3, sono visibili protuberanze nucleolari ed estrusioni che circondano il nucleolo e che si ritrovano anche nella zona perinucleare del citoplasma, colorate dalla fucsina basica della miscela di Zimmermann, e ivi descritte da vari AA. (Floderus, 1896; Loyez, 1909; Schaxel, 1910; Wernicke, 1919; Jägersten, 1935; che li considerarono nucleoli o corpuscoli nucleoloidi), ma assolutamente prive di RNA. Questo farebbe pensare che RNA e proteine si portino nel citoplasma separati e con un processo diverso: i primi assai finemente suddivisi, le seconde sotto forma di gocciole visibili. Sarebbe questa una condizione intermedia tra quanto si verifica in *Patella*, dove non si osserva una emissione evidente di sostanze nucleolari e in *Helix* e *Tachea* (Serra e Lopes, 1945) o in *Dentalium* (Arvy, 1950) o in *Lumbricus* (Srivastava, 1952), ove, al contrario, si mettono in evidenza estrusioni cariche di acidi nucleici. Si deve tuttavia rilevare che le estrusioni nucleolari di *Phallusia* non risultano acidofile come ci si potrebbe attendere se si trattasse semplicemente di proteine basiche; sono invece colorabili con la sola fucsina basica: la loro precisa natura chimica rimane perciò da stabilire.

Un altro fatto su cui è opportuno richiamare la nostra attenzione è la coincidenza, davvero significativa, per cui i medesimi ovociti che hanno la maggiore concentrazione di RNP presentano una alta basofilia del citoplasma, anche con metodi di colorazione diversi dal verde me-

tile-pironina. Queste due condizioni, che sono necessariamente interdipendenti, inducono a pensare che nel citoplasma avvenga la riassociazione tra gli acidi ribonucleici e le proteine basiche provenienti dai centri di produzione nel nucleo, in quel periodo dell'accrescimento ovocitario che precede immediatamente il rapido incremento del volume cellulare e la produzione e l'accantonamento di sostanze di riserva. Infatti, negli ovociti più voluminosi di questa categoria cominciano a comparire granulazioni colorabili con il Nero Sudan; esse diverranno in seguito più numerose e più grosse, fino a riempire tutto il citoplasma, assumendo, a maturazione ultimata, l'aspetto di sferule vitelline.

Particolare interesse presenta poi una dettagliata analisi dell'accrescimento relativo del nucleo rispetto al citoplasma, espresso dal rapporto nucleo-plasmatico N/P (Diagramma III). Infatti l'andamento del rapporto non è inversamente proporzionale al volume degli ovociti come si verifica in *Patella* e in *Hydrobia* (Ranzoli, 1953, 1954), in *Haliotis* (Bolognari e De Raco, 1956), in *Aplysia* (Bolognari, 1956*b*) e in parte in *Gobius* (Vannini, 1953*b*), ma presenta solo una variabilità più o meno forte nella distribuzione. Questo comportamento ricorda quello di *Antedon* (Vannini, 1953*a*) e *Mytilus* (Bolognari, 1957*b*) e, come in queste specie, la variabilità interessa solo i valori più elevati del rapporto N/P, che non scende mai a valori molto bassi, neppure negli ovociti più maturi come accade nelle specie anzidette. La variabilità più alta si riscontra negli ovociti in fase previtellogenetica, in quegli stessi cioè che presentano un analogo fenomeno nell'incremento volumetrico del nucleolo sia rispetto al citoplasma (rapporto n/P, Diagramma V), sia rispetto al nucleo (rapporto n/N, Diagramma IV). La dispersione che si osserva nei diagrammi significa che in alcuni momenti dell'accrescimento ovocitario le dimensioni relative del nucleo e del nucleolo sono estremamente variabili: la spiegazione è stata cercata in un ritmico alternarsi dei cicli di produzione e di emissione delle sostanze elaborate (Vannini, 1954; Bolognari 1956*b*, 1957*b*), quando l'attività metabolica è più intensa e tumultuosa.

Le presenti ricerche portano dunque una nuova conferma al concetto che le complesse modificazioni strutturali e metaboliche, rilevabili nelle diverse fasi di maturazione degli ovociti, dipendano in gran parte dall'attività del nucleolo, considerato come un centro di elaborazione e di emissione di RNP. Il passaggio di queste sostanze dal nucleolo al citoplasma può avvenire con modalità diverse, il cui intimo significato è ancora, in gran parte, da chiarire; ma la loro comparsa prelude sempre alla formazione, nel citoplasma, di sostanze di riserva, non soltanto

quelle di natura protidica, ma anche glucidica e lipidica. È altresì importante notare che queste conclusioni, desunte da uno studio morfologico, citometrico e citochimico, hanno già cominciato a trovare buona conferma in alcune ricerche citate nell'introduzione (VINCENT, 1957) e basate sull'impiego degli isotopi radioattivi. Si hanno inoltre buone ragioni per ritenere opportuno continuare lo studio di questi problemi mediante osservazioni al microscopio elettronico, allo scopo di chiarire ulteriormente, a un livello di morfologia submicroscopica, i fenomeni di interazione fra il nucleo e il citoplasma ed i rapporti che esistono fra le strutture contenenti RNP e la genesi del tuorlo.

BIBLIOGRAFIA

ARVY L., 1950. — *Donnécs histologiques sur l'ovogénèse chez Dentalium entale Des.* Arch. Biol., **61**: 187-196.

BLUNTSCHLI H., 1904. — *Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie Cynthia microcosmus.* Morph. Jahrb., **32**: 391-450.

BOLOGNARI A., 1954. — *Aspetti dell'ovogenesi di Aplysia depilans L.* Boll. di Zoologia, **21**: 185-198.

—. 1956*a*. — *Particolari manifestazioni del nucleolo degli ovociti in accrescimento di Haliotis lamellosa Lam. e Aplysia depilans L.* Acta histoch., **2**: 229-236.

—, 1956*b*. — *Ulteriori ricerche sugli ovociti in accrescimento di Aplysia depilans L.* Arch. Zool. It., **41**: 241-259.

—, 1957*a*. — *Sulla reazione Feulgen-positiva del nucleolo.* Boll. Soc. It. Biol. Sper., **33**: 46-48.

—, 1957*b*. — *Ricerche sugli ovociti in accrescimento di Mytilus galloprovincialis Lamk.* Arch. Zool. It., **42**: 229-248.

—, 1958*a*. — *Osservazioni al microscopio elettronico sulla formazione del vitello negli ovociti di Patella coerulea L. con qualche considerazione sulle granulazioni ribonucleoproteiche del citoplasma e sull'apparato di Golgi.* Boll. di Zoologia, **25**: 155-169.

—, 1958*b*. — *Processi vitellogenetici di Aplysia depilans L. osservati al microscopio elettronico con ulteriori considerazioni sull'apparato di Golgi.* Boll. di Zoologia, **25**: 171-182.

— 1958*c*. — *Caratteri ultrastrutturali dell'apparato nucleolare degli ovociti di Patella coerulea L. durante il loro accrescimento.* Atti Soc. Pelorit. Sci. Fis. Mat. Nat., **4**: 367-371.

—, 1959*a*. — *Caratteri ultrastrutturali dei dittosomi (corpi di Golgi) degli ovociti di Aplysia depilans L.* Boll. Soc. It. Biol. Sper., **35**: 474-478.

—, 1959*b*. — *Recenti vedute sulla struttura, sull'ultrastruttura, sullo stato fisico-chimico e sulle attività funzionali del nucleolo*. Arch. Zool. It., **44**: 53-139.

Bolognari A. e De Raco H., 1956. — *Esame citometrico degli ovociti in accrescimento di Haliotis lamellosa Lam. con riferimento alle varie concentrazioni in ribonucleoproteine*. Atti Soc. Pelorit. Sci. Fis. Mat. Nat., **2**: 131-143, 1955-1956.

Borysko E. and Bang F. B., 1951. — *Structure of the nucleolus as revealed by the electron microscope. A preliminary report*. Bull. John Hopk. Hosp., **92**: 468-473.

Brachet J., 1947. — *Embryologie chimique*, 2ª ed. Masson, Paris.

—, 1957. — *Biochemical cytology*. Academic Press, New York.

Caspersson T. O., 1950. — *Cell growth and cell function*. Norton, New York.

Cotronei G. e Urbani E., 1957. — *Ricerche sull'oocite di Antedon rosacea Lamarck*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **29**: 15-21.

Crampton H. E., 1899. — *Studies upon the early history of the ascidian egg*. Journ. Morph., **15** (suppl.): 29-56.

Estable C. y Sotelo J. R., 1951. — *Una nueva estructura celular: el nucleolonema*. Publ. Inst. Invest. biol. Montevideo, **1**: 105-126.

Fautrez J., 1958. — *Étude histochimique de l'oocyte de premier ordre*. C. R. Ass. Anat., **45**: 41-87.

Floderus M., 1896. — *Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien*. Zeit. Wiss. Zool., **61**: 163-260.

Harvey L. A., 1927. — *The history of the cytoplasmic inclusions of the egg of Ciona intestinalis during oogenesis and fertilization*. Proc. Roy. Soc. London, **101**: 136-162.

Hirschler J., 1817. — *Über die Plasmakomponenten der weiblichen Geschlechtszellen*. Arch. mikr. Anat., **89**, II: 1-58.

Jägersten G., 1935. — *Untersuchungen über den strukturellen Aufbau der Eizelle*. Zool. Bidr. Uppsala, **16**: 1-182, 1935-1937.

Konopacki M., 1936. — *Le rôle de l'épithélium folliculaire et des cellules du test pendant l'oogénèse des Ascidies*. C. R. Soc. Biol., **122**: 139-142.

Loyez M., 1909. — *Les premiers stades de la vitellogénèse chez quelques Tuniciers*. C. R. Assoc. Anat., **11**: 189-195.

Ranzoli F., 1953. — *Osservazioni citometriche e citochimiche sul comportamento dei nucleoli nell'ovogenesi di Patella coerulea L.* Caryologia, **5**: 137-158.

— 1954. — *Osservazioni citometriche su ovociti in accrescimento*. Boll. di Zoologia, **21**: 129-132.

Sabatier M. A., 1883. — *Recherches sur l'oeuf des Ascidiens*. Rev. Sci. Nat. Montpellier, **2**: 348-405.

Salfi M., 1931. — *Gli Ascidiacei del Golfo di Napoli*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **11**: 293-360.

Schaxel J., 1910. — *Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien*. Arch. Zellf., **4**: 265-388.

SERRA J. A. et LOPES A. Q., 1945. — *Données pour une cytophysiologie du nucléole. I: L'activité nucléolaire pendant la croissance de l'oocyte des Helicidae.* Portug. Acta Biol., **1**: 51-94.

SERRA J. A., 1958. — *Interpretation of nucleolar inclusions.* Nature, **181**: 1544-1545.

SRIVASTAVA D. S., 1952. — *Nucleolus and nucleolar extrusions in the oocytes of Lumbricus terrestris L.* La Cellule, **55**: 131-136.

URBANI E., 1955. — *Studi comparativi sulla vitellogenesi e sui nuclei vitellini.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **26**: 63-109.

VANNINI E., 1953*a*. — *Osservazioni sull'accrescimento del nucleolo negli ovociti di Antedon rosacea.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **24**: 293-332.

—, 1953*b*. — *Sul comportamento dell'apparato nucleolare negli ovociti di Gobius ophiocephalus.* Rend. Acc. Naz. Lincei, **15** (s. 8°): 111-120.

—, 1954. — *Il nucleolo nella vita della cellula.* Boll. di Zoologia, **21**: 649-708.

VINCENT W. S., 1954. — *Structure and chemistry of nucleoli.* Int. Rev. Cytol., **4**: 269-298.

—, 1957. — *Some studies on differentiation and development of the oocyte.* Amer. Assoc. Advanc. Sci., **48**: 1-22.

WERNICKE W., 1920. — *Über die Eibildung der Ascidien.* Zool. Jahrb. Jena, Abt. f. Anat., **41**: 114-174.

ZAVATTARI E., 1922. — *Sul significato delle cellule testacee delle uova delle Ascidie.* Arch. di Fisiol., **20**: 325-344.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE XXXIV-XXXV

TAVOLA XXXIV

Fig. 1 — Tre ovociti all'inizio del secondo periodo di accrescimento. Emallume-eosina (890 ×).

Fig. 2 — Due ovociti del gruppo da 1000 a 3000 μ^3; nel mezzo, un ovocita del volume di circa 6000 μ^3. Si può rilevare l'intensa basofilia del nucleolo. Verde jodio-fucsina basica (890 ×).

Fig. 3 — Ovocita del volume di circa 9000 μ^3. Si vedono le zolle citoplasmatiche e, nel nucleolo, la semiluna colorata dalla fucsina. Verde jodio-fucsina basica (890 ×).

Fig. 4 — Ovocita del volume di circa 35.000 μ^3. Il nucleolo presenta vacuoli PAS-positivi. L'intensità della reazione PAS alla periferia dell'ovocita è dovuta alle cellule testacee. Mac Manus (890 ×).

Fig. 5 — Ovocita del volume di circa 100.000 μ^3. Nel nucleolo si distinguono una zona pironinofila in cui sono vacuoli non colorati. Verde metile-pironina (890 ×).

TAVOLA XXXV

Fig. 6 — Ovocita del volume di circa 200.000 μ^3. Si notano vacuoli ed estrusioni nucleolari e la struttura a zolle del citoplasma. Emallume-eosina (740 ×).

Fig. 7 — Ovocita di oltre 800.000 μ^3 di volume. Il nucleolo è intensamente colorato dalla safranina, che mette pure in evidenza gli ammassi di sferule di cui è farcito il citoplasma. Emallume-safranina-orange (530 ×).

Fig. 8 — Gruppo di ovociti in vari stadi. Si osserva che la PAS-positività aumenta con l'accrescimento. Mac Manus (266 ×).

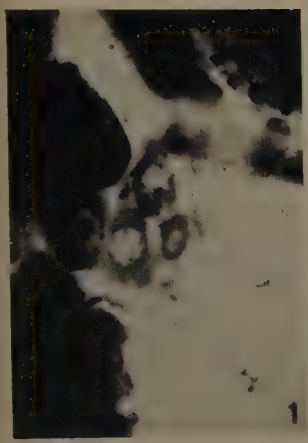
Fig. 9 — Gruppo di ovociti in vari stadi. L'affinità per il Sudan Nero aumenta con il comparire delle sferule di tuorlo (266 ×).

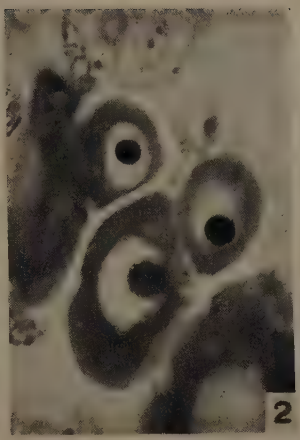
SUMMARY

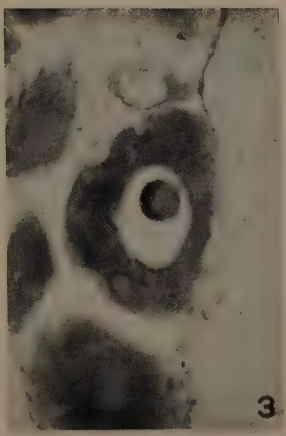
Morphologic and cytochemical aspects and variations of cytometric ratios have been examined in the oocytes of *Phallusia mamillata* (CUV.), during the growth and yolk formation period. It has been ascertained that ribonucleicproteins (RNP) concentration increases in the nucleolus and the cytoplasm during the first part of the growth period; thanceforth a considerable decrease of RNP takes place in the cytoplasm; but the RNP content of the nucleolus persists until the end of maturation. The growth of the nucleus is directly proportional to that of the egg cell: the nucleoplasmic ratio N/P therefore does not decrease from the beginning to the end of growth and vitellogenesis. The increase of nucleolar volume is not proportional to that of the egg cell and the nucleus: at first it grows rapidly, reaching a maximum; than it remains constant and sometimes eventually decreases: therefore the nucleoloplasmic ratio n/P reaches a maximum at the middle of oogenesis, in the phase immediatly preceding the yolk formation, when the charge of RNP in the cytoplasm is greatest; these changes of size are not regular but show considerable fluctuations. These results strengthen the opinion that cytoplasmic RNP, which are necessary for the oocyte growth and the yolk formation, do come from nucleolar activity: the nucleolus moreover shows the formation of nucleolar buds rising droplets with characteristic staining properties: these droplets are findable also in the cytoplasm, near the nucleus, by means of Zimmermann's jodine green-fucsine method, but do not contain RNP.

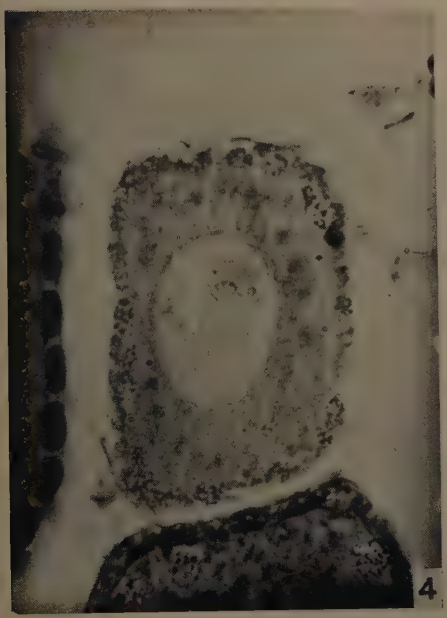
RIASSUNTO

Sono stati esaminati gli aspetti morfologici, citochimici e citometrici del secondo e del terzo periodo di accrescimento negli ovociti di *Phallusia mamillata* (CUV.). È stato rilevato che i ribonucleoprotidi (RNP) si vanno accumulando nel nucleolo e nel

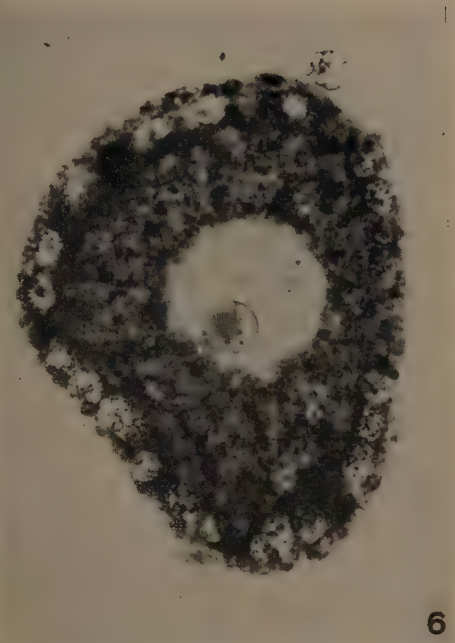


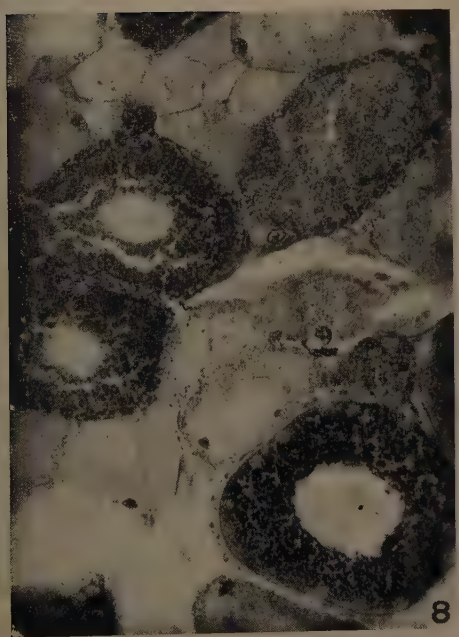


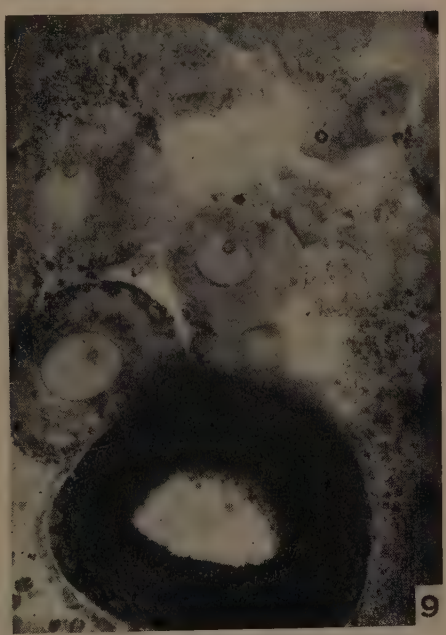




F. Ranzoli — Ricerche sul comportamento del nucleolo negli ovociti di *Phallusia mamillata* (CUV.).







F. RANZOLI — Ricerche sul comportamento del nucleolo negli ovociti di *Phallusia mamillata* (CUV.).

citoplasma durante la fase previtellogenetica, mentre poi si rarefanno nel citoplasma quando in questo si accumulano le sostanze di riserva (polisaccaridi, lipidi, globuli di tuorlo); invece nel nucleolo permangono fino a completa maturazione. Durante l'accrescimento degli ovociti vige un rapporto di diretta proporzionalità fra l'aumento di volume del nucleo e quello del citoplasma. Il nucleolo, invece, si comporta in maniera differente, dapprima aumentando rapidamente di volume e poi rimanendo di grandezza stazionaria o addirittura impiccolendosi. La massima grandezza relativa del nucleolo, rispetto alle dimensioni sia del nucleo che del citoplasma, coincide con il periodo di maggiore accumulo dei RNP nel citoplasma. Queste variazioni di grandezza non sono regolari, ma mostrano fluttuazioni rilevanti. I risultati si accordano con l'opinione che i RNP del citoplasma, necessari all'accrescimento dell'ovocita e alla genesi del tuorlo, derivino dall'attività del nucleolo. Questo, durante il periodo della sua massima funzione, presenta caratteristiche estrusioni, sotto forma di goccioline, prive di RNP, colorabili con la fucsina basica, ma non con altri coloranti: tali gocciole sono reperibili anche nel citoplasma, presso il nucleo.

ENUCLEATE SPORES IN *ISOETES COROMANDELINA* L.

by

S. C. VERMA

Botany Department, Panjab University, Amritsar, India.

(with Plate XXXVI and 6 Text-figures)

Received: 10th September 1959.

Isoetes is a heterosporous genus and possesses tetrahedral spores. Cytokinesis in all such cases is simultaneous and occurs after the meiosis in the sporocytes is complete, which results in four nuclei. Cytokinesis involves the formation of six partitioning walls that divide the spore-mother-cell into four equal nucleated compartments, which are arranged in a tetrahedrally symmetrical fashion (cf. MARENGO, 1954) and it is the normal sequence of spore formation in *Isoetes*. Furthermore, it has been stressed by FARR (1916, 1918) that quadripartition, to form spore tetrads of the tetrahedral type, is brought about by furrowing, rather than by cell plate formation. He holds that after the four microspore nuclei are formed, in higher plants, they become connected by a series of six spindles or sets of connecting fibres. However, the development of the furrows at the periphery of the cell appears to be entirely independent of the fibres present (cf. SHARP, 1921).

Isoetes coromandelina Linn. is a native of India (PFEIFFER, 1922; REED, 1953) and the present writer has found its Meerut populations to be triploid asynaptic. During «meiosis» the nuclei divide once but cytokinesis occurs normally, as outlined above, resulting in four tetrahedral spores. Two of these spores are nucleated, while the remaining two are enucleate. How this happens, would be dealt with in the present communication. The detailed account of the cytological characteristics of this taxon, however, appears elsewhere (VERMA, 1959).

MATERIAL AND METHODS

Isoetes coromandelina grows quite frequently on the margin of the fields, about four miles north of Meerut on Meerut-Mowana Road, where only the megasporangiate material is available. The fertile portions

were fixed in 1 : 3 acetic-alcohol during the months of August-September, 1956-1958. The usual acetocarmine squashes have been made.

Observations

The present observations are based on only the megasporangiate plants, since so far no microsporangiate plants have been discovered in the Meerut region. Perhaps the microsporangiate material does not exist there (cf. Bhambie, 1957).

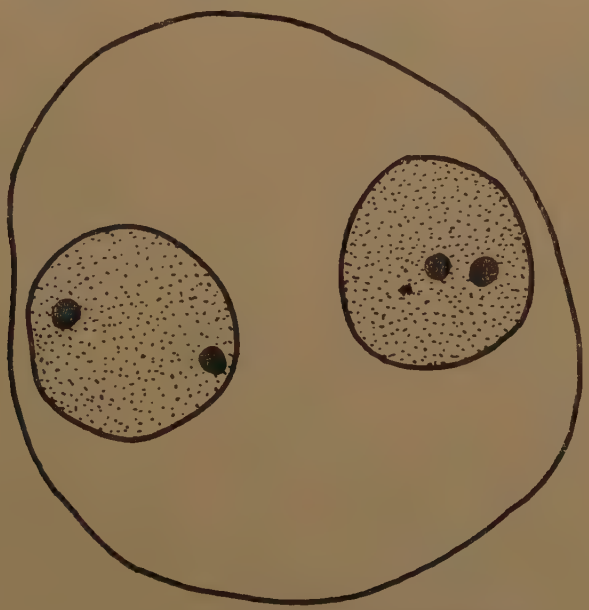


Fig. 1: A megaspore-mother-cell of *Isoetes coromandelina* L. with two dyad nuclei, × 1040.

Cytologically the taxon is interesting, since majority of the spore-mother-cells examined show total asynapsis at metaphase-I. Thirty-three univalents plus one centric fragment have persistently been observed at this stage. This was confirmed by the occurrence of the same number in the root-tip squashes. At anaphase-I there occurs a regular separation of the chromosomes with one mitotic division of each chromosome and the two interkinetic nuclei with 33 chromatids and a centric fragment are organised. The second division does not occur

and as such «meiosis» results in only two unreduced dyad nuclei (Text-fig. 1) This sequence is in accordance with one of the three types of behaviour in hybrids, where almost all the chromosomes at metaphase-I lie as univalents (cf. DARLINGTON, 1958).

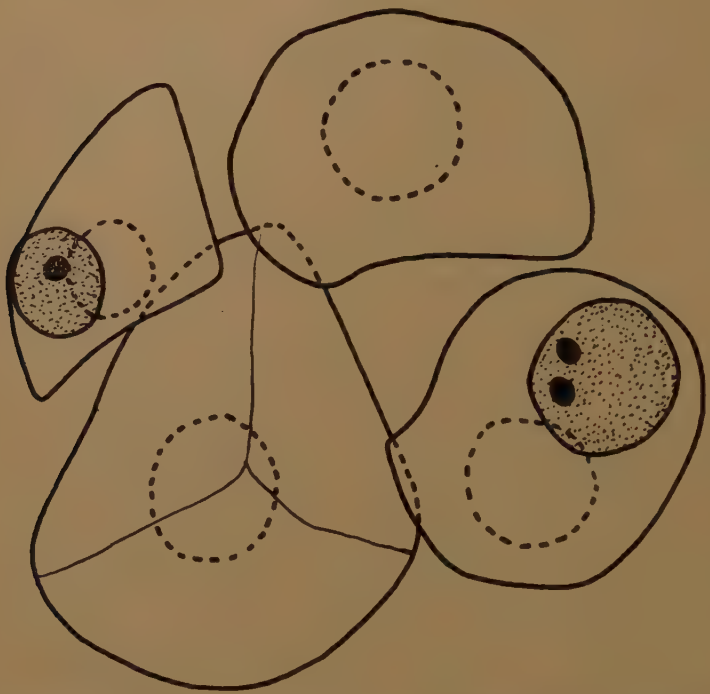


Fig. 2: Explanation to Plate XXXVI, fig. 1: tetrahedrally partitioned magaspore-mother-cells showing two nucleate and two enucleate spores; × 1040.

From the foregoing cytological account one would surmise that each megaspore-mother-cell should result in two dyads formed by a single wall. But, as pointed out earlier, cytokinesis results in four tetrahedral spores, although there is no second division of the nuclei. Only two of the four resulting spores contain nuclei, while the remaining two are enucleate (Text-figs. 2-5, Plate XXXVI, Figs. 1-2). Now, it seems pertinent to refer to the behaviour during meiosis of an important cytoplasmic inclusion, which the present writer tentatively designates as «centrosomic plastid». At the beginning of meiosis there is organised one such body, which divides twice into four daughter bodies. These

are distributed at the end of meiosis, one each in a tetrad, which may be with or wihtout a nucleus (Plate XXXVI, Figs. 1-2). The details of the origin, behaviour and its cytochemical nature are being worked out. It

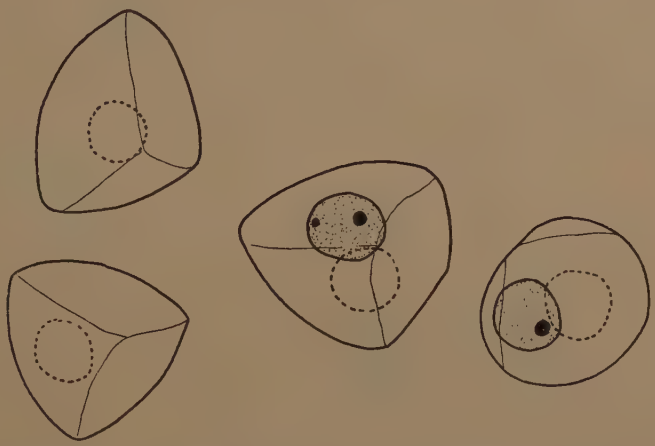


Fig. 3: Explanation to Plate XXXVI, fig. 2: tetrahedrally partitioned megaspore-mother-cells showing two nucleate and two enucleate spores; × 520.

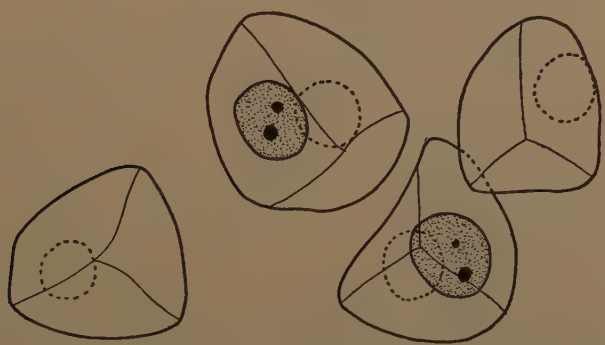


Fig. 4: Tetrahedrally partitioned magaspore-mother-cells showing two nucleate and two enucleate spores; × 520.

may, however, be pointed out that this body is granular and does not take the acetocarmine stain. It is likely to be mistaken for a nucleus particularly because the nucleus in the spores is very lax and as such the latter stains rather faintly. However, an easy and a sure way to distinguish the two, is the persistent presence of one or two rather prominent nucleoli in a nucleus (cf. Text-figs. 1-5, Plate XXXVI, Figs. 1-2).

Another point of importance is that cytokinesis appears to have no relation whatsoever with the number and position of the nuclei in this material. This is clearly brought out in Plate XXXVI, Fig. 3 and Text-fig. 6, where one of the walls cuts across a nucleus so that it results in a chromatin bridge between a nucleate and an enucleate spore, because one of the nuclei was somehow so orientated as to fall in the plane of

Fig. 5: Tetrahedrally partitioned megaspore-mother-cells showing two nucleate and two enucleate spores; × 520.

furrowing. Furthermore, as would be evident from the discussion part of the paper, the present writer has surmised that the partitioning of the megaspore-mother-cells appears to be connected with the position and behaviour of the « centrosomic plastids » that appear during meiosis.

Discussion

Among the ferns, failure of one of the meiotic divisions has been reported in *Ophioglossum vulgatum* L. forma (Verma, 1956), *Trichomanes insigne* (v. d. B.) Bedd. var. B (Mehra and Singh, 1957) and *Coniogramme indica* Fee? (Lachen, N. Sikkim; Verma, unpublished).

In all these cases the first division fails resulting in a restitution nucleus and the second division is normal resulting in diplospores due to the laying of one wall, even though normally cytokinesis may be of the simultaneous type. Out of the above mentioned instances, the case of *Coniogramme* is rather more significant, because normally this genus has tetrahedral spores and even when there are irregularities like lagging univalents etc. in the abnormal tetrads, the latter are partitioned tetrahedrally. However, only dyads are formed in spore-mother-cells

Fig. 6: Tetrahedrally partitioned products of a spore-mother-cell in which one of the walls is cutting across the nucleus, thereby forming a chromatin bridge between a nucleate and an enucleate spore. Centrosomic plastid is present in each of them, × 520. Explanation to Plate XXXVI, Fig. 3.

where one division is suppressed. Evidently, in *Coniogramme* the cytokinesis follows the number and position of the nuclei in spore-mother-cells. All these facts are in strong contrast to *Isoetes coromandelina* where inspite of the total absence of one meiotic division, there are formed not only tetrads but these are tetrahedral as is normally true of the genus. Thus, persistently four spores are formed from each sporocyte, two of which are nucleated and two are enucleate. It is

clear that cytokinesis shows complete disregard to the course of nuclear division and number and position of nuclei resulting from it. This perhaps indicates that the quadripartition of the dyads in the triploid *I. coromandelina* is governed by some cytoplasmic inclusions which are prominent during meiosis. «Centrosomic plastid» like bodies are known to occur here and as would be clear presently, cytokinesis follows their number and location.

Now it is pertinent to refer to the accurate observations of EKAMBARAM and VENKATANATHAN (1933) on the cytoplasmic inclusions that gain prominence during meiotic divisions of this very species. They have also observed that there appears a body in the cytoplasm close to the nucleus prior to the initiation of meiosis. This body consists of deeply staining granules and does contain starch grains. Significantly, this divides twice and what is more important that these four daughter bodies arrange tetrahedrally before any serious changes in the nucleus occur. Meiosis follows later. These observations are in line with the present writer who has also observed four such bodies in a dividing spore-mother-cell. Another important point clearly demonstrated by EKAMBARAM and VENKATANATHAN (l. c.) is that the spindle originates from these bodies and the nuclear spindle when finally differentiated always lies between two such bodies. Generally the younger stages have a tetrapolar spindle which immediately leads to a bipolar one at metaphase-I. These bodies also function in the spindle formation at metaphase-II. Hence functionally these bodies are centrosomic. Nearly similar observations have also been made earlier by STRASBURGER (1880), TSCHSTIAKOFF (1873) and FITTING (1900) in case of *Isoetes lacustris* L. and *I. durieui* Bory. However, the present writer disagrees with all of them in the nomenclature of these bodies particularly like «starch clumps» (FITTING, 1900) or «Polar bodies» (EKAMBARAM and VENKATANATHAN, 1933) or only «plastids» (SHARP, 1921). By definition, implication and function such a terminology is inappropriate. As referred earlier, the present writer prefers to call them as «centrosomic plastids». They are centrosomic because they take part in the formation of the spindle and acting as division centres. These bodies have been looked as plastids due to the presence of starch grains, which is essentially a plastid product, and that they multiply exclusively by division and do not undergo fusion at syngamy (SHARP, 1921). It seems necessary to point that it was also the centrosomal behaviour of these bodies that

led EKAMBARAM and VENKATANATHAN (l. c.) to name them as «Polar bodies» which, however, signifies the small nucleated cells that are budded off at the completion of the first meiotic division on the female side in animals (cf. SWANSON, 1958). This term is, therefore, untenable.

In brief, the centrosomic plastid makes its appearance close to the nucleus, divides twice before the initiation of meiosis and the products arrange tetrahedrally. The tetrahedral arrangement of the daughter centrosomic plastids in the spore-mother-cells and their ultimate distribution of one to each spore in a tetrad is very much striking and significant. It points to a distinct correlation between their distribution on one hand and cytokinesis on the other. There thus appear to be two main functions of the «centrosomic plastids» in *Isoetes coromandelina*. Firstly, they take part in the formation of spindles and secondly, but more important, they somehow control cytokinesis. The latter process occurs in a manner as if four nuclei were organised. Evidently the double division of the centrosomic plastid before meiosis and their subsequent tetrahedral arrangement apparently anticipates the eventual tetrahedral partitioning of the spore-mother-cells. That cytokinesis occurs independent of the position of nuclei is evidenced in Text-fig. 6, Plate XXXVI, Fig. 3, where one of the walls passes through a nucleus resulting in a chromatin bridge. Another point in support of the above conclusion is that there are no such bodies reported in any of the three ferns referred to above in which dyads are formed as a result of the failure of one meiotic division. As concluded earlier, in these ferns cytokinesis is controlled only by the number and position of the nuclei in spore-mother-cells.

The ultimate conclusion emerges that cytokinesis and karyokinesis, though normally co-ordinated, are, however, completely independent of each other. It has been nicely expressed by SWANSON (1958) that «the two processes have arisen independently in evolution and the selective value of their co-ordinated timing has been sufficiently great to have established it (cytokinesis) as a regular phenomenon in dividing cells».

To the writer's knowledge a regular enucleate spore or cell formation has not been reported in any plant species so far. However, in animals, fragments of cytoplasm of sea urchin eggs, from which the nucleus was removed, could be stimulated to divide to a mass of 500 cells (cf. HARVEY, 1936).

Summary

The Meerut populations of *Isoetes coromandelina* L. are only megasporangiate. Cytologically it is a triploid asynaptic and forms dyad nuclei with one equational division at «meiosis». Second division is suppressed. Cytokinesis occurs in a tetrahedral fashion resulting in two nucleate and two enucleate spores. This appears to be the first report in plants where wall formation takes place without any consideration to the number of nuclei present in megaspore-mother-cells after meiosis.

A reference to the previous literature, expecially Ekambaram and Venkatanathan (1933), indicates that a «centrosomic plastid» like body appears close to the nucleus in the megaspore-mother-cells and prior to the nuclear divisions divides twice. The four daughter bodies arrange tetrahedrally.

Cytokinesis and karyokinesis are two distinct processes and here in *I. coromandelina* it is discussed that cytokinesis occurs in relation to the plastid like bodies and not the number and position of the nuclei.

ACKNOWLEDGMENTS

The writer is deeply indebted to Prof. P. N. Mehra and Mr. R. S. Chopra for encouragement and to Prof. V. Puri for providing the laboratory facilities at Meerut. Grateful thanks are due to Dr. T. N. Khoshoo for pertinent suggestions and criticism. Thanks are due to Mr. S. N. Bhambie for some fixations, Mr. R. S. Pathania for the micro-photographs, Mr. B. Khanna for help in the drawings and Mr. D. R. Kapoor for typing.

LITERATURE CITED

Bhambie S. N., 1957. — *Studies in Pteridophytes. I: The shoot apex of Isoetes coromandelina* L. Jour. Ind. Bot. Soc., **36**: 491-502.

Darlington C. D., 1958. — *Evolution of Genetic systems.* London.

Ekambaram T. and Venkatanathan T. N., 1933. — *Studies on Isoetes coromandelina L. I: Sporogenesis.* Jour. Ind. Bot. Soc., **12**: 191-225.

FARR C. H., 1916. — *Cytokinesis of the pollen-mother-cells of certain Dicotyledons.* Mem. N. Y. Bot. Gard., **6**: 253-317.

—, 1918. — *Cell division by furrowing in Magnolia.* Amer. Jour. Bot., **5**: 379-395.

* FITTING H., 1900. — *Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoetes und Selaginella Usw.* Bot. Zeit., **58**: 107-165.

* HARVEY E. B., 1936. — *Parthenogenetic merogony or cleavage without nuclei in Arbacia punctulata.* Biol. Bull., **71**: 101-121.

MARENGO N. P., 1954. — *The relation of the cytoplasmic inclusions to the establishment of tetrahedral symmetry in the spore quartet of Osmunda regalis.* Bull. Torrey Bot. Club., **81**: 501-508.

MEHRA P. N. and SINGH G., 1957. — *Cytology of Hymenophyllaceae.* Jour. Genetics, **55**: 379-393.

PFEIFFER N., 1922. — *Monograph of the Isoetaceae.* Ann. Mo. Bot. Gard., Vol. **9**, n. 2,

REED C. F., 1953. — *Index Isoetales.* Bol. Soc. Brot., **27**: 5-72.

SHARP L. W., 1921. — *Introduction to Cytology.* Mc Graw-Hill Book Co., New York.

* STRASBURGER E., 1880. — *Zellbilding und Zellteilung.* 3te Aufl. Jena.

SWANSON C. P., 1958. — *Cytology and Cytogenetics.* London.

* TSCHSTIAKOFF J., 1873. — *Notice preliminaire sur l'historie du development des sporanges et des spores de l'Isoetes durieui Bory.* Nuovo Giorn. Bot. Ital., **5**.

VERMA S. C., 1956. — *Cytology of Ophioglossum.* Curr. Sci., **25**: 398-399.

—, 1959. — *Cytology of Isoetes coromandelina L.* Amer. Fern Jour. (In press).

* Not studied in original.

EXPLANATION TO PLATE XXXVI

Figs. 1-2: Photomicrograph of tetrahedrally partitioned spore-mother-cells with two nucleate and two enucleate spores. The nuclei show one or two prominent nucleoli. In addition each spore contains one circular « clear » granular body (centrosomic plastid). The nucleate spores are arrow marked. Fig. 1 × 650, Fig. 2 × 450.

Fig. 3: Tetrahedrally partitioned products of a spore-mother-cell in which one of the walls is cutting across the nucleus, thereby forming a chromatin bridge between a nucleate and an enucleate spore. Centrosomic plastid is present in each of them, × 450.

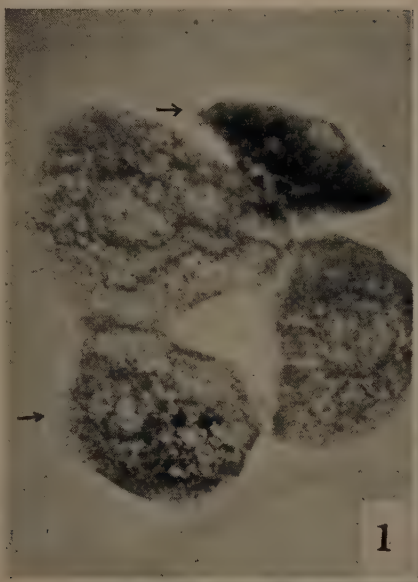
RIASSUNTO

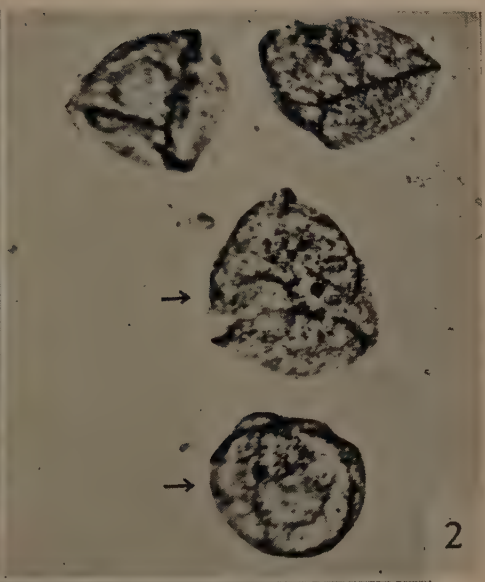
Le popolazioni di *Isoetes coromandelina* L. di Meerut (India) sono soltanto megasporangiate, triploidi e asinaptiche. Formano alla « meiosi » una diade di nuclei

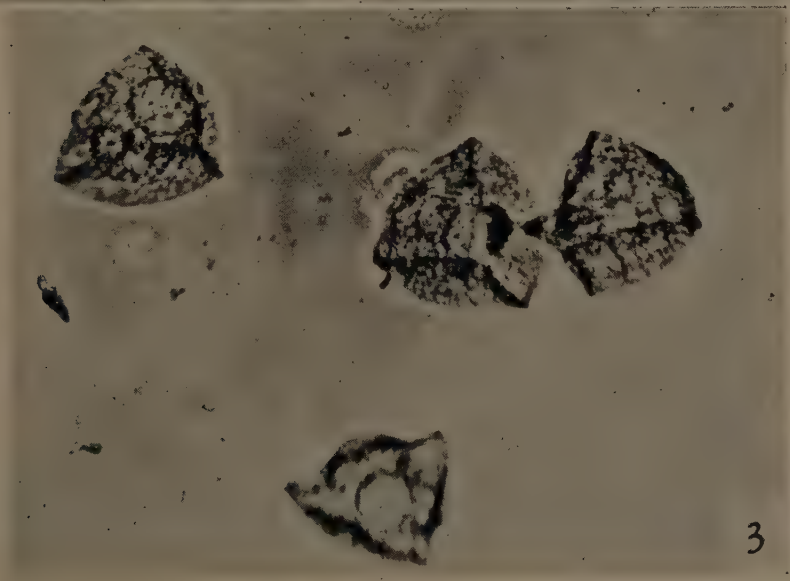
in seguito a una sola divisione equazionale; la seconda divisione è soppressa. La citocinesi avviene secondo lo schema tetraedrico con il risultato di due spore nucleate e di due anucleate. È questo il primo reperto di piante in cui la formazione della parete cellulare avviene senza riguardo al numero dei nuclei presenti nelle cellule madri delle megaspore dopo la meiosi.

Un dato della letteratura precedente (Ekambaram and Venkatanathan, 1933) indica che un corpo simile a un « plastidio centrosomico » appare vicino al nucleo nella cellula madre della megaspora e si divide due volte prima delle divisioni nucleari; i quattro corpi figli si dispongono tetraedricamente.

La citocinesi e la cariocinesi sono due distinti processi, e in *Isoetes coromandelina* la citocinesi avviene in relazione alla presenza di corpi simili a plastidi e non in relazione al numero e alla posizione dei nuclei.







S. C. VERMA — Enucleate spores in *Isoetes coromandelina* L.

ALESSANDRA MASETTI ZANNINI

LA SUCCESSIONE DEI FENOMENI DI DIFFERENZIAMENTO CITOSESSUALE NELLA GONADE GIOVANILE DI *HELIX CINCTA* Müll.

(con Tavole XXXVII-XXXIX) *

In redazione: il 27 agosto 1959.

Introduzione e scopo del lavoro

Lo studio dello sviluppo e della maturazione delle gonadi negli organismi ermafroditi, inquadrato nell'ambito delle ricerche sul differenziamento sessuale e condotto a un livello citologico, apre la strada alla impostazione di numerosi problemi: fra cui quello dell'epoca e delle modalità con cui si manifesta il primo orientamento delle cellule germinali indifferenziate (o protogoni) verso un destino o maschile o femminile, e dei fattori che influenzano un siffatto orientamento. Tale indagine è particolarmente interessante nei Gasteropodi Polmonati, che allo stato adulto costituiscono un esempio, fra i più tipici, di «ermafroditismo contemporaneo», con permanente coesistenza di elementi germinali di ambo i sessi che maturano fianco a fianco nella stessa loggia genitale. Dell'argomento si sono occupati vari Autori, però con risultati non molto concordanti, come appare anche da aggiornate rassegne (Bacci 1951, 1954).

Le ricerche più recenti, alle quali si riallacciano le mie presenti osservazioni, sono quelle compiute da Ranzoli (1956, 1957) sulla gonade ermafrodita adulta di *Helix lucorum*. Egli ha osservato che si orientano in senso maschile quei protogoni che, moltiplicandosi, passano dalla parete nel lume delle logge, e si orientano, invece, in senso femminile quei protogoni che rimangono contenuti nella parete e aumentano di volume senza moltiplicarsi. Nell'uno e nell'altro caso la determinazione citosessuale avviene senza il concorso delle «cellule nutrici» o «ba-

* Lavoro sovvenzionato dal C. N. R. ed eseguito nell'Istituto di Zoologia dell'Università di Bologna, diretto dal Prof. Enrico Vannini. Ringrazio il Prof. Fulvio Ranzoli, che mi ha indirizzata e guidata.

sali », le quali vanno interpretate come elementi di natura trofica, che funzionano a vantaggio dei gonociti già differenziati in senso maschile.

I risultati di tali ricerche sono in netto disaccordo rispetto alle vecchie osservazioni e interpretazioni di ANCEL (1902, 1903) e di BURESCH (1912), spesso citate anche nella trattatistica recente. ANCEL infatti, studiando la gonade ermafrodita di *Helix pomatia,* aveva ritenuto che dalle cellule progerminative indifferenziate si originassero gli spermatogoni, capostipiti di tutti gli elementi germinali maschili successivi, in una epoca precoce di sviluppo precedente alla comparsa delle cellule nutrici; e che, invece, dopo la comparsa delle cellule nutrici, tutti i residui elementi progerminativi si differenziassero in forma di ovociti. Le cellule nutrici dunque sarebbero le responsabili del differenziamento in senso femminile. BURESCH, in *Helix arbustorum,* aveva confermato la medesima opinione, sulla funzione femminizzante delle cellule nutrici, pure ammettendo che la formazione degli spermatogoni continuasse, accanto allo sviluppo di ovociti, per tutto il corso della vita.

Una maggiore concordanza si riscontra invece tra i risultati ottenuti da RANZOLI e quelli ottenuti da MERTON (1930) su *Planorbis,* da RICHTER (1935) su *Agriolimax agrestis,* e da AUBRY (1954) su *Limnaea.* Nei suddetti Polmonati infatti è stato rilevato che le cellule nutrici non sessualizzano le cellule germinali primordiali nè in senso maschile nè in senso femminile, ma si limitano a svolgere quelle medesime funzioni di natura trofica, per i gonociti maschili già differenziati in corso di maturazione, che sono state notate in *Helix* da RANZOLI.

Nel complesso di queste ricerche, tuttavia, l'insufficiente conoscenza degli stadi giovanili di sviluppo fa sì che regni tuttora una notevole incertezza sull'ordine di comparsa degli elementi germinali maschili e femminili e delle cellule nutrici; eppure, come vedremo, l'accertamento di questa successione di sviluppo può fornirci importanti informazioni sul ruolo da attribuire alle cellule nutrici.

Mi è parso utile, pertanto, eseguire una tale ricerca su giovani esemplari di *Helix cincta,* Elicide sistematicamente vicino alle specie studiate da ANCEL, BURESCH e RANZOLI. La scelta è stata determinata dal fatto che su questo materiale ho già descritto il ciclo spermatogenetico annuale dell'adulto (MASETTI ZANNINI, 1958), confermando nei riguardi della sessualizzazione dei protogoni i reperti di RANZOLI. Mi sembra che questo studio porti un nuovo contributo alla revisione del problema delle modalità con cui, negli Elicidi, avviene il differenziamento sessuale delle cellule germinali primordiali.

Materiale e tecnica

La ricerca è stata eseguita su giovani esemplari di *Helix cincta* Müller con dimensioni della conchiglia variabili da 6 a 22 mm. di altezza, misurata tra l'apice e la regione ombellicale.

Il materiale è stato raccolto nei dintorni di Brescia nei mesi da gennaio a maggio, cioè dall'epoca di massimo riposo sessuale a quella della completa ed intensa ripresa dell'attività gametogenetica (Masetti Zannini, 1958); in ognuno di questi mesi sono stati esaminati circa 20 individui.

Le gonadi ermafrodite sono state fissate con il liquido di Sanfelice iniettato direttamente nell'animale e le dissezioni sono state eseguite soltanto in un secondo tempo, quando il materiale era già indurito, in modo che i tessuti conservassero struttura e rapporti inalterati.

Data la difficoltà di individuare la sede esatta della gonade negli individui giovanili, non è stato possibile isolarla dall'epatopancreas circostante, perciò è stato incluso tutto l'ultimo giro di spirale del sacco dei visceri. L'inclusione in paraffina è stata preceduta da disidratazione in alcool n-butilico. Le sezioni seriali di 7μ sono state colorate con la reazione di Feulgen, contrastata in verde luce.

Descrizione delle osservazioni

I più giovani esemplari esaminati (altezza della conchiglia 6 mm.) presentano nell'ultimo giro di spirale del sacco dei visceri l'abbozzo della gonade, circondato dall'epatopancreas (Tav. XXXVII, fig. 1). Si tratta di un abbozzo molto primordiale costituito da un ammasso compatto di cellule, con nucleo di forma generalmente ellissoidale allungata, a cromatina stipata e con aspetto molto simile a quello delle cellule somatiche, che tappezzano le pareti delle logge nella gonade degli individui adulti. In seno a tale ammasso si nota la presenza di alcuni gruppi di elementi cellulari a nucleo molto più grande, vescicoloso, ellissoidale, con cromatina più rarefatta a zolle e filamenti; talvolta sono visibili uno o due nucleoli. Spesso l'aspetto dei nuclei fa pensare a una imminente profase; il citoplasma, omogeneo, è relativamente scarso. Queste cellule assomigliano ai protogoni degli animali sessualmente maturi (Tav. XXXVII, fig. 2).

In stadi di sviluppo immediatamente successivi, quando l'altezza della conchiglia ha raggiunto i 7 mm., nell'abbozzo della gonade si possono notare i primi accenni alla comparsa di cavità che preludono alla formazione delle logge (Tav. XXXVII, fig. 3). Gli elementi germinali sono rappresentati, oltre che da protogoni, simili a quelli dello stadio precedente, anche da un certo numero di altre cellule di dimensioni maggiori con citoplasma più abbondante e nucleo vescicoloso generalmente ovoidale, più grande di quello dei protogoni, a zolle di cromatina più distanziate, provvisto di uno o due nucleoli (Tav. XXXVII, fig. 4). Il loro aspetto permette di caratterizzarli come elementi germinali orientatisi in senso femminile; infatti corrisponde a quello degli ovogoni presenti nella parete della gonade degli animali sessualmente maturi.

In esemplari un po' più grandi, provvisti di conchiglia alta non meno di 8 mm. (1), l'abbozzo della gonade mostra logge ormai completamente formate, nel cui lume sono contenuti soltanto protogoni e nelle cui pareti, fra le cellule somatiche, si trovano, oltre a protogoni ed ovogoni, anche alcuni ovociti di I° ordine nei primi stadi della profase maturativa o addirittura all'inizio del secondo periodo di accrescimento (Tav. XXXVIII, fig. 5). In questi ultimi elementi durante i primi stadi della profase maturativa il nucleo mostra cromosomi sinaptici nettamente Feulgen-positivi (Tav. XXXVIII, fig. 6). Successivamente, all'inizio del secondo periodo di accrescimento, la quantità di citoplasma aumenta notevolmente, mentre nel nucleo i cromosomi divengono sempre meno evidenti e infine scompaiono; rimangono invece visibili uno o, di rado, due nucleoli (Tav. XXXVIII, fig. 7).

Soltanto in stadi più tardivi (almeno 9-12 mm. di altezza della conchiglia), in seguito alla moltiplicazione di protogoni rimasti sino ad ora sessualmente indifferenziati, nel lume delle logge della gonade cominciano a comparire alcuni gruppi di elementi germinali che, per il loro aspetto ed il loro destino successivo, si possono considerare ormai orientati in senso maschile. Si tratta sicuramente di spermatogoni: essi hanno circa le stesse dimensioni dei protogoni e, come questi, hanno scarso

(1) A partire da questa dimensione, può avvenire che in alcuni esemplari il differenziamento genitale ritardi rispetto allo sviluppo somatico e, quindi, si abbiano gonadi di struttura un po' arretrata rispetto a quanto ci si attenderebbe dall'altezza della conchiglia. Questi esemplari a differenziamento arretrato sono stati tenuti in minor conto e, nel testo e nelle tabelle, gli stadi di sviluppo sono stati seriati in base agli esemplari che mostravano un differenziamento più precoce. Del resto, la successione degli stadi è la medesima negli animali sia precoci che tardivi.

citoplasma, ma ne diversificano per la struttura del nucleo, la cui cromatina non è più a zolle, ma pulverulenta. Talvolta più spermatogoni, derivati per mitosi da una medesima cellula iniziale, rimangono connessi tra loro con peduncoli citoplasmatici (Tav. XXXVIII, fig. 8).

Infine in esemplari ancora più vecchi, la cui conchiglia ha raggiunto l'altezza di 13-15 mm., nella parete delle logge delle gonadi, per graduale trasformazione di alcune cellule somatiche prendono origine le «cellule nutrici», delle quali fino ad ora non si era notata alcuna traccia. Queste derivano dalle cellule somatiche della parete per un cospicuo aumento di volume del nucleo, il quale, mano a mano che si accresce, si arricchisce di granuli cromatinici intensamente Feulgen-positivi, che hanno l'aspetto inconfondibile dei cromosomi presenti nel nucleo delle cellule che si poliploidizzano per endomitosi. Tali cellule nutrici hanno in genere scarso citoplasma e una forma allungata nel senso della parete delle logge, nel cui lume divengono sporgenti. Molte di esse si mettono in rapporto con gruppi di spermatogoni che prima si trovavano liberi nel lume delle logge. Ne deriva la formazione di grappoli di spermatogoni, connessi mediante un peduncolo a una cellula nutrice (Tav. XXXIX, fig. 9).

Si deve rilevare che, avvenuta l'unione degli spermatogoni alla cellula nutrice, questi continuano a moltiplicarsi per mitosi, come facevano quando erano liberi nel lume delle logge; ma dopo ogni mitosi aumentano la quantità del citoplasma ed il volume nucleare più di quanto non facessero negli stadi precedenti. Infine, dopo un'ultima mitosi non seguita da accrescimento cellulare, gli elementi germinali acquistano il significato di spermatociti di I° ordine, riconoscibili per le figure cromosomiche della profase meiotica, che si rendono evidenti nell'interno della membrana nucleare (Tav. XXXIX, fig. 10).

* * *

Gli aspetti fin qui descritti sono rilevabili negli esemplari delle età considerate, uccisi sia nel periodo gennaio-aprile, sia nel mese di maggio. Come appare dalle Tabelle I e II, che riassumono le mie osservazioni, nei mesi di gennaio, febbraio, marzo e aprile la struttura della gonade raggiunta dagli animali provvisti di conchiglia alta 13-15 mm. viene pure conservata da quelli più vecchi, con conchiglia alta 16-22 mm. Invece nel mese di maggio, che è stato già indicato come quello in cui ha luogo la ripresa dell'attività riproduttiva annuale, gli individui con conchiglia alta almeno 16-19 mm. si distinguono per un più abbondante

TABELLA I

Contenuto in elementi germinali in esemplari di età *diverse, nei mesi da gennaio ad aprile*

Elementi germinali	Altezza della conchiglia in mm.						
	6	7	8	9-12	13-15	16-19	20-22
Protogoni	+	+	+	+	+	+	+
Ovogoni		+	+	+	+	+	+
Ovociti (1)			+	+	+	+	+
Ovociti (2)			+	+	+	+	+
Spermatogoni (1)				+	+	+	+
Spermatogoni (2)					+	+	+
Spermatociti I° (1)					+	+	+

TABELLA II

Contenuto in elementi germinali in esemplari di età *diverse, nel mese di maggio*

Elementi germinali	Altezza della conchiglia in mm.						
	6	7	8	9-12	13-15	16-19	20-22
Protogoni	+	+	+	+	+	+ +	+ +
Ovogoni		+	+	+	+	+ +	+ +
Ovociti (1)			+	+	+	+	+
Ovociti (2)			+	+	+	+ +	+ +
Spermatogoni (1)				+	+	+	+
Spermatogoni (2)					+	+ + +	+ + +
Spermatociti I° (1)					+	+	+ +
Spermatociti I° (2)						+	+
Spermatociti II°						+	+ +
Spermatidi						+	+ +
Spermii						+	+ +

Simboli usati nelle due Tabelle:

Ovociti (1): in stadi sinaptici.

Ovociti (2): in II° o in III° periodo di accrescimento.

Spermatogoni (1): senza cellula nutrice.

Spermatogoni (2): con cellula nutrice.

Spermatociti I° (1): in profase.

Spermatociti I° (2): in metafase o in anafase.

Una croce, due croci o tre croci indicano diversa abbondanza degli elementi rispettivi.

contenuto di protogoni, di ovogoni, di ovociti in secondo e terzo periodo di accrescimento, di spermatogoni connessi a una cellula nutrice e, inoltre, per la comparsa di quegli stadi della spermatogenesi (Tav. XXXIX, fig. 11) che prima non erano presenti (spermatociti di I° ordine in metafase ed anafase, spermatociti di II° ordine, spermatidi e spermii maturi). Questi ultimi stadi della gametogenesi maschile divengono poi più numerosi negli animali, uccisi nel mese di maggio, provvisti di conchiglia alta non meno di 20-22 mm., che si devono perciò considerare giovani adulti ormai giunti all'età della piena maturazione sessuale (Tav. XXXIX, fig. 12).

Non mi dilungo a parlare degli aspetti citologici degli elementi in gametogenesi maschile, da spermatociti di I° ordine impegnati nella prima divisione maturativa, sino a spermii maturi: essi sono già stati descritti nel mio lavoro precedente. Mi limito a notare che la minore abbondanza degli spermatociti di I° ordine in metafase od anafase, rispetto a quelli in profase, sta a indicare la maggiore rapidità con cui si svolgono detti stadi terminali della mitosi eterotipica, in confronto alla fase preparatoria che può durare molto a lungo. Viceversa, nell'ovogenesi, gli stadi sinaptici sono assai veloci e molto lento è l'accrescimento successivo.

Anche la scarsa abbondanza degli spermatogoni liberi nel lume delle logge, rispetto alla grande quantità di quelli connessi alle cellule nutrici, è interpretabile ammettendo che la fase libera sia di durata molto breve. Come ho già detto, il legame trofico con la cellula nutrice, istituitosi allo stato di spermatogonio, viene poi mantenuto sino al termine della spermatogenesi.

Discussione conclusiva

Il dato di fatto, forse più importante, che emerge dalla presente ricerca è la dimostrazione che la gonade ermafrodita, nei giovani esemplari di *Helix cincta,* presenta un lieve grado di proteroginia. Infatti, come si è visto, dagli iniziali protogoni, sessualmente indifferenti, si differenziano anzitutto elementi della serie femminile, cioè ovogoni da cui derivano ovociti. Solo più tardi, mentre continuano a svilupparsi altri ovogoni, da protogoni residui cominciano a differenziarsi gli spermatogoni, capostipiti della serie gametogenetica maschile. La comparsa degli spermatogoni è infine seguita da quella delle «cellule nutrici», o «cellule basali», che derivano, per un processo di poliploidizzazione, da

elementi di natura somatica compresi nella parete delle logge della gonade. Gruppi di spermatogoni si uniscono allora, in forma di grappoli, alle cellule nutrici e l'istituirsi di questa connessione, di probabile natura trofica, è tosto accompagnata dall'inizio delle meiosi; le cellule maschili percorrono poi l'intera successione degli stadi da spermatociti di I° e di II° ordine a spermatidi e spermii, rimanendo sempre collegate alla cellula nutrice.

La suddetta successione nell'ordine di comparsa degli elementi germinali femminili, maschili e delle cellule nutrici, espressa chiaramente nelle Tabelle I e II e documentata dalle microfotografie, è ben diversa da quella prospettata da ANCEL (1902-1903) e BURESCH (1912) che, in specie affini di Elicidi (*Helix pomatia* e *Helix arbustorum*) avevano ammessa una proterandria. La successione qui descritta sembra risolvere in maniera definitiva la ben nota controversia sul ruolo che deve venire attribuito alle cellule nutrici, per i processi di differenziamento citosessuale. Poiché le cellule nutrici si differenziano dopo che gli elementi germinali primordiali si sono ormai orientati nelle due diverse direzioni, delle gametogenesi o femminile o maschile, possiamo escludere una loro primaria attività sessualizzante. Sicuramente esse non sono necessarie perchè vengano femminizzati i protogoni; questi infatti, già prima della comparsa delle cellule nutrici, danno luogo ad ovogoni e ad ovociti, che iniziano subito il loro accrescimento. Ma la loro presenza non è neppure necessaria all'iniziale processo di mascolinizzazione per cui dai protogoni derivano gruppi di spermatogoni: anche questo fenomeno, nei giovani esemplari, è antecedente all'epoca di differenziamento delle cellule nutrici.

Il precoce differenziamento citosessuale, che dunque nei giovani esemplari si svolge in assenza di cellule nutrici, si manifesta primariamente con un diverso comportamento mitotico degli elementi germinali. I protogoni che non si moltiplicano o si moltiplicano limitatamente, rimanendo compresi nella parete delle logge genitali, ad un dato momento possono cominciare ad ingrandirsi, dando origine ad ovogoni che poi entrano in meiosi e divengono ovociti: questi ultimi, durante il loro intenso accrescimento, si circondano di cellule somatiche della parete delle logge, che però non si poliploidizzano e non divengono necessariamente cellule nutrici, ma funzionano semplicemente da «cellule follicolari» od «avvolgenti». In seguito gli ovociti più grandi, ormai quasi maturi, cadono dalla parete nel lume delle logge. Viceversa i protogoni

che si moltiplicano abbondantemente per mitosi, abbandonano ben presto la parete e, portatisi nel lume delle logge, vi si trasformano in spermatogoni. Negli stadi di sviluppo in cui esistono ormai le cellule nutrici, queste finiscono con il servire da supporto a gruppi di spermatogoni, che soltanto a loro contatto divengono spermatociti e poi attraversano tutti gli stadi ulteriori della gametogenesi maschile. Tali cellule nutrici, pure essendo sfornite di primarie attività sessualizzanti, sembrano dunque dotate di una funzione trofica a vantaggio dei gonociti maschili in corso di maturazione, che altrimenti rimarrebbero sospesi nel lume delle logge. In modo analogo, alle cellule avvolgenti possiamo forse attribuire una funzione di aiuto trofico, oltre che di protezione, per gli ovociti che si accrescono nella parete, sporgenti nel lume delle logge.

Identiche modalità del differenziamento citosessuale e identiche attività funzionali delle cellule nutrici sembra continuino a verificarsi, dopo gli stadi giovanili, anche negli esemplari adulti. Le presenti conclusioni, infatti, si accordano con quanto era stato constatato da Ranzoli (1956, 1957) in adulti di *Helix lucorum* e da me (Masetti Zannini, 1958) in adulti di *Helix cincta*. Del resto, come ho già rilevato, le citate osservazioni mostrano pure un buon grado di concordanza rispetto a quelle eseguite da altri Autori, su un diverso materiale (Merton, 1930 in *Planorbis*; Richter, 1935 in *Agriolimax*; Aubry, 1954 in *Limnaea*), per cui è lecito supporre che le condizioni notate in *Helix* possano essere di portata abbastanza generale fra i Gasteropodi Polmonati.

Un problema che rimane aperto è quello di spiegare le ragioni per le quali, in modo indipendente dall'assenza o dalla presenza delle cellule nutrici, alcune cellule germinali rimangano comprese nella parete della gonade senza moltiplicarsi intensamente, e vi si orientino nel senso di ovogoni ed ovociti; mentre altri, invece, vi si moltiplichino ripetutamente e si portino nel lume come spermatogoni. Nella gonade ermafrodita degli Elicidi, questi due opposti comportamenti vengono seguiti da cellule vicine, poste l'una a fianco dell'altra, nella medesima loggia dell'abbozzo genitale; nei giovani esemplari, come si è visto, il comportamento femminile inizia prima di quello maschile, ma in stadi più tardivi l'uno e l'altro sono contemporanei. Troppo poco sappiamo, finora, sulla natura dei fattori genetici e morfogenetici, che regolano il differenziamento sessuale delle cellule germinali negli organismi ermafroditi, perchè io possa tentare di dare una risposta a questo problema, che mi sono limitata a prospettare.

BIBLIOGRAFIA

Ancel P., 1902. — *Sur les premières phases du developpement de la glande génitale et du canal hermaphrodite chez Helix pomatia.* Bibliog. anat., **10**: 160-162.

—, 1903. — *Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia (L.).* Arch. Biol., **19**: 389-652.

Aubry R., 1954*a*. — *La structure de l'acinus et la lignée femelle dans la glande hermaphrodite de Limnaea stagnalis adulte.* C. R. Soc. Biol., **148**: 1498-1500.

— 1954*b*. — *Les éléments nourriciers dans la glande hermaphrodite de Limnaea stagnalis adulte.* C. R. Soc. Biol., **148**: 1626-1629.

—, 1954*c*. — *La lignée mâle dans la glande hermaphrodite de Limnaea stagnalis adulte.* C. R. Soc. Biol., **148**: 1856-1858.

—, 1954*d*. — *Sur le cycle d'élaboration sexuelle dans la glande hermaphrodite de Limnaea stagnalis adulte.* C. R. Soc. Biol., **148**: 2075-2077.

Bacci G., 1951. — *Ermafroditismo ed intersessualità nei Gasteropodi e Lamellibranchi.* Attualità Zool., **7**: 57-151.

—, 1954. — *Rapporti tra cellule nutrici ed ovociti nel differenziamento e nella maturazione delle gonadi.* Problemi di sviluppo. Ambrosiana, Milano, 19-30.

Buresch I., 1912. — *Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten.* Arch. f. Zellforsch., **7**: 314-343.

Masetti Zannini A., 1958. — *Osservazioni sul ciclo annuale della gametogenesi maschile in Helix cincta Müll.* Arch. Zoologico It., **43**: 283-303.

Merton H., 1930. — *Die Wanderungen der Geschlechtszellen in der Zwitterdrüse von Planorbis.* Zeitsch. f. Zellf. u. mikr. Anat., **10**: 527-551.

Ranzoli F., 1956. — *Osservazioni sulla spermatogenesi di Helix lucorum L.* Boll. di Zoologia, **23**: 565-571.

—, 1957. — *Osservazioni sull'ovogenesi di Helix lucorum L. e sui rapporti fra gametogenesi maschile o femminile e cellule nutrici.* Boll. di Zoologia, **24**: 1-8.

Richter E., 1935. — *Der Bau der Zwitterdrüse und die Entstehung der Geschlechtszellen bei Agriolimax agrestis L.* Jena. Z. Naturw. N. F., **69**: 507-544.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE XXXVII-XXXIX

Tavola XXXVII

Fig. 1 — Primo abbozzo della gonade, in un giovanissimo esemplare di mm. 6 (365 ×).

Fig. 2 — Particolare del suddetto abbozzo. Fra le cellule somatiche, a nucleo com-

patto e allungato, si scorgono alcuni protogoni, con nucleo grande, vescicoloso a cromatina rarefatta (900 ×).

Fig. 3 — Giovane abbozzo di gonade, con accenni evidenti all'escavazione delle logge: da un esemplare di mm. 7 (365 ×).

Fig. 4 — Particolare del suddetto abbozzo. Fra le cellule somatiche si scorgono alcuni ovogoni, a nucleo molto vescicoloso e cromatina rarefatta (900 ×).

Tavola XXXVIII

Fig. 5 — Sezione della gonade, da un esemplare di mm. 8. Nella parete delle logge, oltre a cellule somatiche, protogoni e ovogoni, si trovano ovociti di I° ordine in varie fasi, sino all'inizio del secondo periodo di accrescimento (365 ×).

Fig. 6 — Particolare della parete di una loggia con ovociti in stadi sinaptici: da un esemplare di mm. 8 (900 ×).

Fig. 7 — Particolare della parete di una loggia con ovociti in stadi sinaptici e all'inizio del II° periodo di accrescimento: da un esemplare di mm. 8 (900 ×).

Fig. 8 — Particolare di una loggia della gonade, da un esemplare di mm. 9. Nel lume si osserva un gruppo di quattro spermatogoni (uno fuori fuoco) connessi da peduncoli citoplasmatici (900 ×).

Tavola XXXIX

Fig. 9 — Sezione della gonade, da un esemplare di mm. 13. Al centro un ovocita. In basso, un gruppo di spermatogoni connessi a una cellula nutrice (*n*) con nucleo compatto allungato (365 ×).

Fig. 10 — Sezione della gonade, da un esemplare di mm. 13. In basso, un gruppo di spermatociti in profase meiotica connessi a una cellula nutrice (*n*) con grosso nucleo compatto (365 ×).

Fig. 11 — Sezione della gonade, da un esemplare di mm. 16 raccolto nel mese di maggio. Si notano tutti gli stadi della maturazione, sino agli spermii (335 ×).

Fig. 12 — Sezione della gonade, da un esemplare di mm. 20 raccolto nel mese di maggio. Si notano un ovocita e i vari stadi della spermatogenesi (120 ×).

Tutti i preparati sono stati colorati con la reazione di Feulgen contrastata in verde luce.

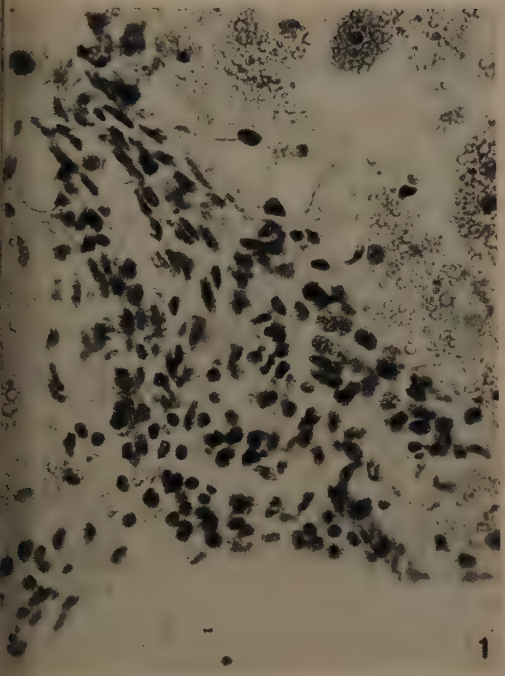
SUMMARY

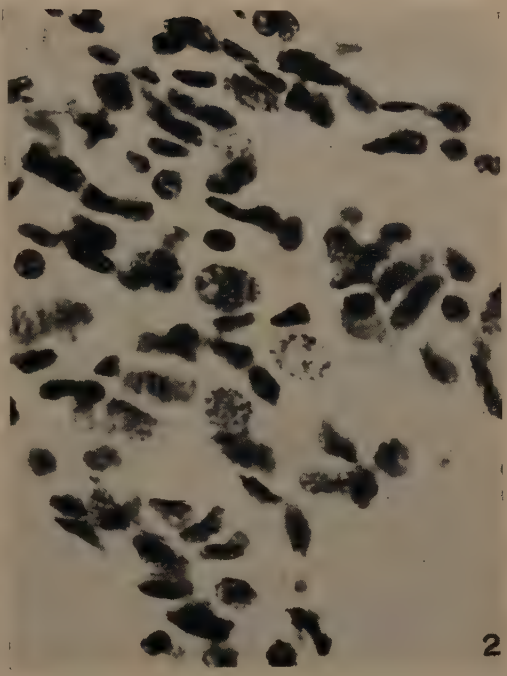
Various developmental phases of hermaphroditic gonad have been examined in *Helix cincta* Müll. In the youngest specimens, the gonadal blastema is filled with sexually indifferentiated primordial germ-cells. In a first time some of these originate

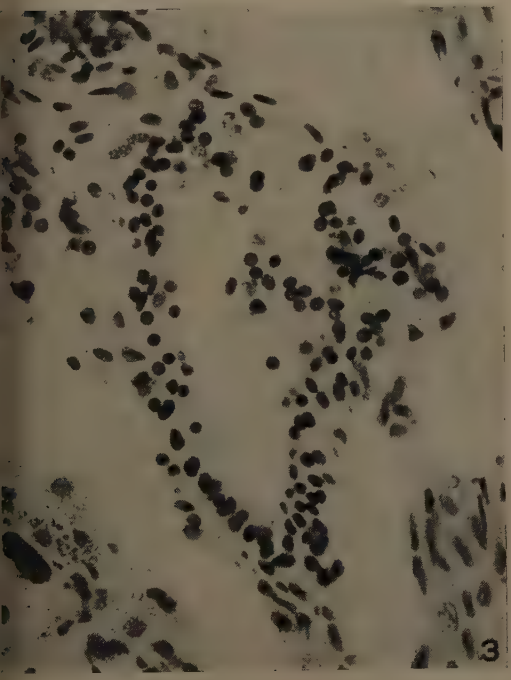
oogonia and growing oocytes. Then other primordial germ-cells differentiate into spermatogonia and only later, from somatic elements, derivate nurce-cells. Successively spermatogonia join themselves with nurce-cells and change to primary and secondary spermatocytes, spermatids and sperms. Therefore a certain degree of proterogynia exists in *Helix cincta*. For this reason I cannot agree with ANCEL's ancient opinion of a feminizing influence of nurce-cells. Probably these cells have no sexualizing influence, neither in a female nor male direction; nurce-cells exibit only a trophic action for male germ-cells already determined and beginning spermatogenesis.

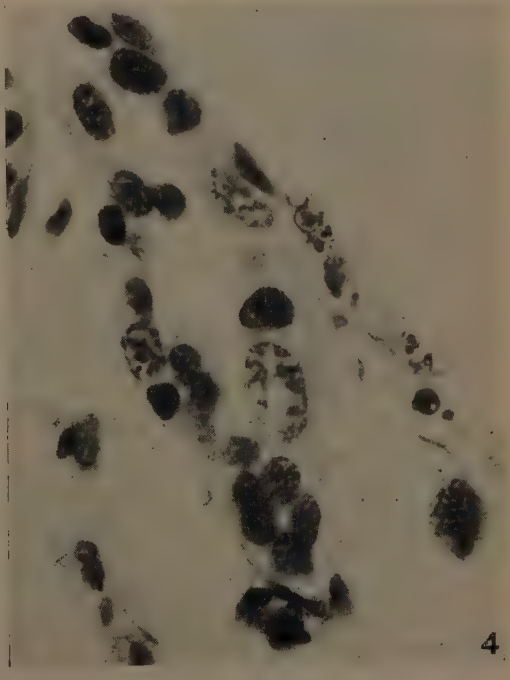
RIASSUNTO

Sono state esaminate varie fasi di sviluppo della gonade ermafrodita di *Helix cincta* Müll. Negli esemplari più giovani la gonade contiene soltanto protogoni sessualmente indifferenziati. In un primo tempo una parte di questi genera ovogoni ed ovociti, che raggiungono il secondo periodo di accrescimento; poi da altri protogoni si originano gruppi di spermatogoni e solo più tardi, da elementi somatici, si formano le cellule nutrici. Successivamente gli spermatogoni si connettono con le cellule nutrici e divengono spermatociti di I° e II° ordine, spermatidi e spermii. Esiste, dunque, un certo grado di proteroginia. Pertanto non posso accordarmi con la vecchia opinione di ANCEL, che attribuisce un'azione femminizzante alle cellule nutrici; probabilmente esse non svolgono nessuna attività sessualizzante, né in senso femminile né maschile, ma soltanto funzioni trofiche a vantaggio di elementi germinali già orientati verso la spermatogenesi.

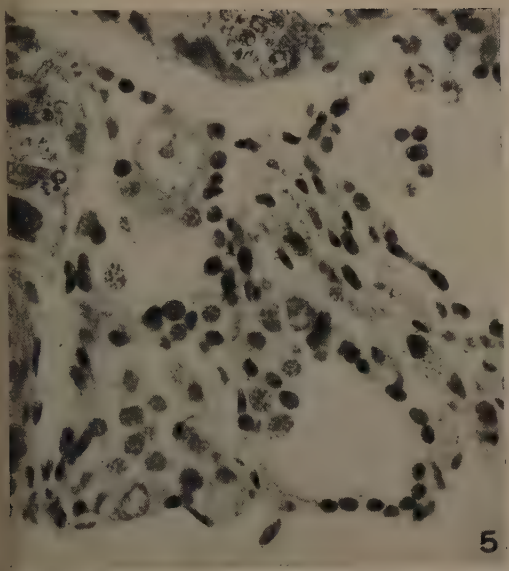


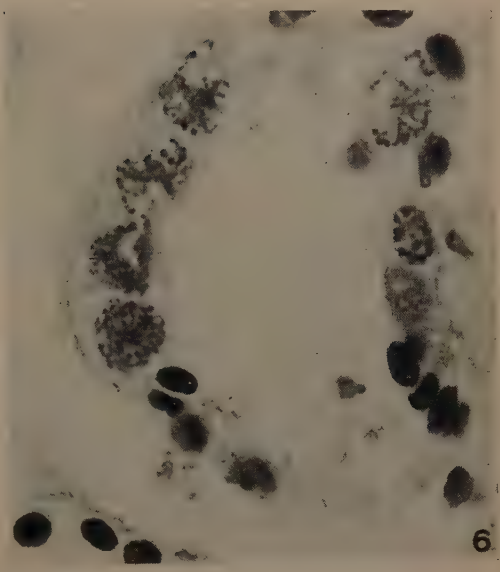


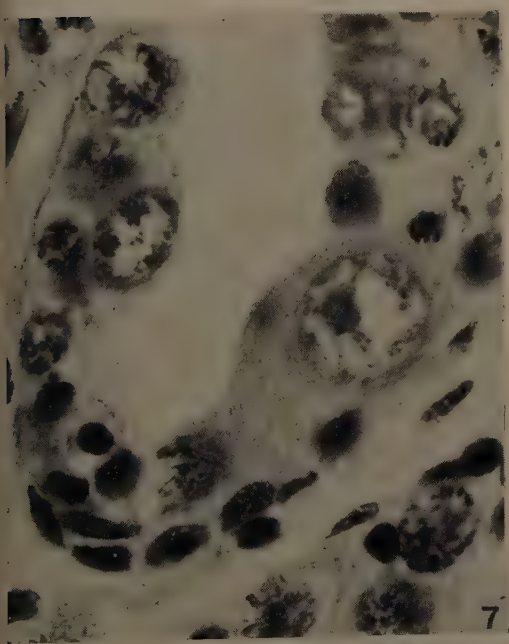


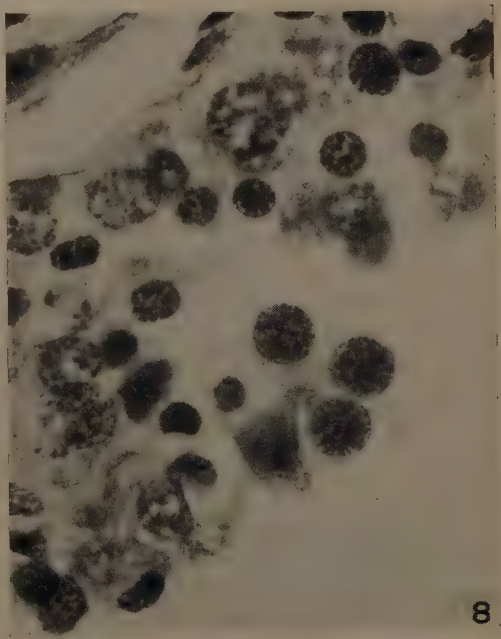


A. MASETTI ZANNINI — La successione dei fenomeni di differenziamento citosessuale nella gonade giovanile di *Helix cincta* Müll.

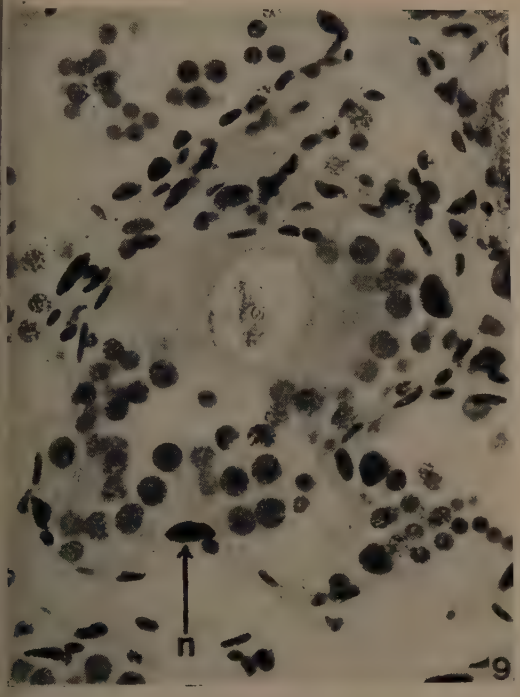


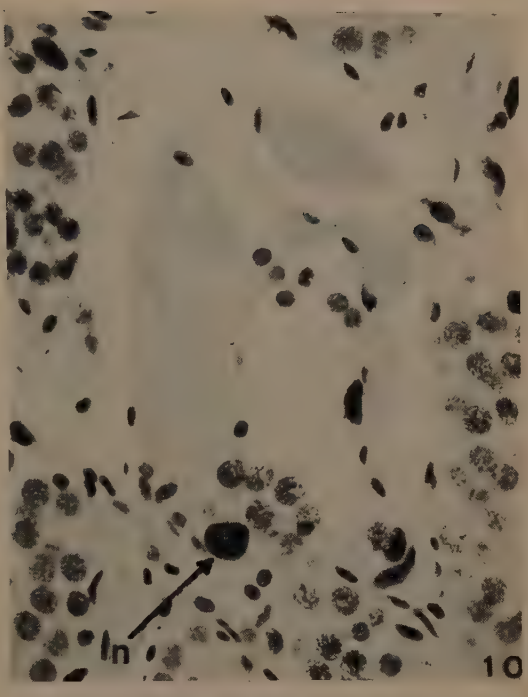


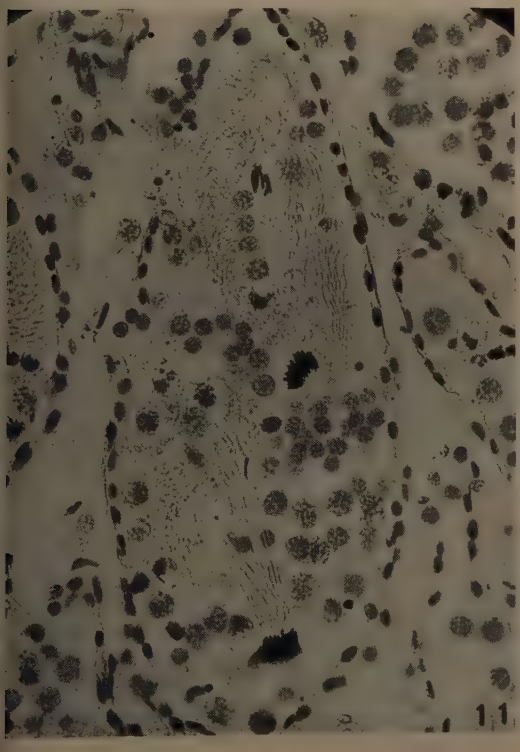


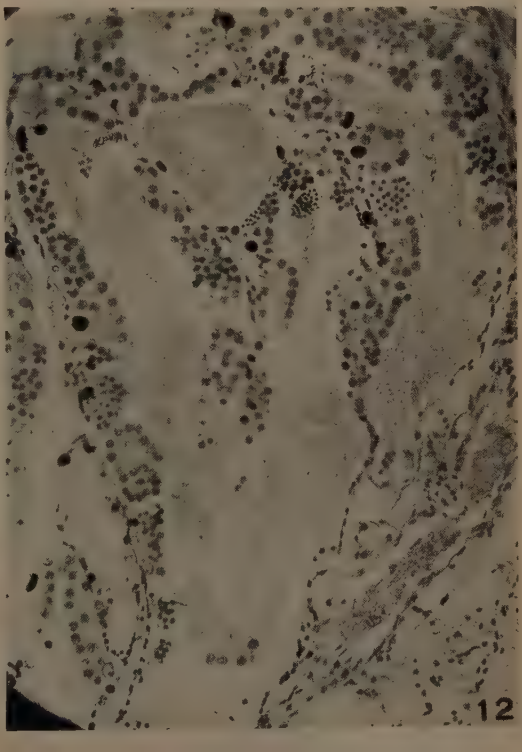


A. MASETTI ZANNINI — La successione dei fenomeni di differenziamento citosessuale nella gonade giovanile di *Helix cincta* Müll.









A. MASETTI ZANNINI — La successione dei fenomeni di differenziamento citosessuale nella gonade giovanile di *Helix cincta* Müll.

FERNANDO FABBRI

CONTRIBUTO PER L'INTERPRETAZIONE DELLA PERSISTENZA NUCLEOLARE DURANTE LA MITOSI IN *PSILOTUM NUDUM* (L.) Beauv.

(con Tavole XL-XLIII e 8 figure nel testo) *

Alla memoria del mio Maestro Alberto Chiarugi.

SOMMARIO

INTRODUZIONE . . . . . Pag. 298
MATERIALE . . . . . » 299
TECNICA
Ricerca del numero cromosomico . . . . . » 300
Studio del comportamento nucleolare . . . . . » 301
Studio dell'acido ribonucleico . . . . . » 302
RISULTATI
Numero cromosomico . . . . . » 303
Mitosi a comportamento nucleolare in *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α»
Cellula in interfase . . . . . » 303
Cellula in profase . . . . . » 306
Cellula in prometafase . . . . . » 306
Cellula in metafase . . . . . » 306
Cellula in anafase . . . . . » 308
Cellula in telofase precoce . . . . . » 309
Cellula in telofase media . . . . . » 310
Cellula in telofase tardiva . . . . . » 311
Mitosi e comportamento nucleolare in *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma β» . . . . . » 311
DISCUSSIONE E CONCLUSIONI
Aspetti cariologici . . . . . » 312
Il problema della persistenza nucleolare durante la mitosi . . . . » 313
Rapporti fra il nucleolo e il processo mitotico . . . . . » 314
Persistenza nucleolare in Psilotum nudum . . . . . » 321
Aspetti del comportamento dell'ARN durante la mitosi in *Psilotum nudum* » 326
BIBLIOGRAFIA . . . . . » 327
SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE XL-XLIII . . . . . » 332
SUMMARY . . . . . » 335
RIASSUNTO . . . . . » 336

* Centro di Studio per la Citogenetica Vegetale del Consiglio Nazionale delle Ricerche. Pubblicazione n. 257. Lavoro eseguito presso l'Istituto Botanico dell'Università di Firenze, diretto dal Prof. ALBERTO CHIARUGI.

Introduzione

I fenomeni mitotici, propri delle cellule meristematiche degli apici vegetativi di *Psilotum nudum* (L.) Beauv., e in particolare il comportamento dei nucleoli durante la mitosi, furono studiati da Pampaloni nel 1904.

In precedenza anche Karsten (1893) aveva indagato sui fenomeni mitotici in *Psilotum nudum* ed aveva attribuito al nucleolo il significato di centrosoma, identificando morfologicamente queste due strutture.

In seguito, almeno per quanto a me risulta, nessuno si è più occupato dell'argomento. Per essere esatti, la persistenza del nucleolo in *Psilotum nudum* è stata vista anche da Meyer, nel 1928, nelle mitosi di quelle cellule interne dello sporotecio in via di differenziazione, destinate a divenire cellule madri delle spore. Questo Autore però, occupandosi di tutt'altro argomento, non accenna nel testo al fenomeno «persistenza nucleolare»; tuttavia disegna chiaramente due nucleoli persistenti nel citoplasma di una di queste cellule in metafase (vedi Meyer 1928, fig. 10 a p. 59).

Lo stesso discorso si può fare per la Manton che, in una sua memoria del 1942, dedicata allo *Psilotum nudum*, riporta una fotografia di una cellula in metafase, appartenente a un gametofito a $2n$ cromosomi, nella quale è visibile un grosso nucleolo piriforme persistente nel citoplasma (vedi Plate VII, fig. 5. La stessa fotografia è pubblicata anche in Manton 1950, a p. 236).

Quindi, fino ad oggi, della persistenza nucleolare durante la mitosi in *Psilotum nudum*, diffusamente si sono occupati soltanto Karsten (1893) e Pampaloni (1904). Entrambe le ricerche però, anche se condotte con molta cura, rivelano chiaramente di essere state eseguite — specialmente quella di Karsten — sotto l'influsso della disputa che, proprio in quel periodo (1891-1905), divampava fra le scuole di Guignard e di Strasburger — con l'intervento di altri illustri botanici a favore dell'una o dell'altra — sulla questione della esistenza o meno del centrosoma nelle cellule delle piante superiori [1].

Inoltre, i metodi tecnici citologici a disposizione dei due scienziati

[1] Un'interessante monografia su questo argomento è quella pubblicata nel 1924 da Cattorini.

erano assai limitati, se li confrontiamo a quelli, anche i più semplici, che possono essere oggi impiegati.

Per questo accolsi con entusiasmo il consiglio del mio Maestro Alberto Chiarugi di ripetere la ricerca di Pampaloni.

Materiale

Come materiale per la mia ricerca mi sono servito in prevalenza di un bellissimo esemplare in vaso di *Psilotum nudum* (L.) Beauv. (= *P. triquetrum* Sw.) che, ormai da diversi anni, viene coltivato in una serretta calda dell'Orto Botanico di Firenze (Tav. XL, fig. 1). Purtroppo non sono riuscito ad appurarne l'esatta provenienza originaria.

In un secondo tempo, per ragioni che saranno esposte nel corso di questa mia nota, ho esaminato citologicamente anche alcune piantine di *Psilotum nudum* che improvvisamente sono spuntate, qualche anno fa, in un grosso vaso di *Astrocaryum mexicanum* Liebm., coltivato in un'altra serra calda del nostro Orto Botanico, molto distante da quella dove vive l'esemplare in vaso (Tav. XL, fig. 2). Questi ultimi esemplari di *Psilotum nudum* non hanno nulla a che fare col primo, perchè questo ha iniziato a sporificare posteriormente alla comparsa degli Psiloti nel vaso di *Astrocaryum*.

Ho cercato di vedere se, frugando un po' nei registri dell'Orto e soprattutto nei ricordi dei giardinieri, potevo stabilire, almeno approssimativamente, l'origine degli esemplari di *Psilotum nudum* nati nel vaso di *Astrocaryum*. Per ora sono riuscito a sapere solamente che l'*Astrocaryum* fu donato all'Orto Botanico da un'agiata famiglia fiorentina, nel periodo dell'ultima guerra. Evidentemente nel parco di questa famiglia doveva esistere un'esemplare di *Psilotum nudum* che diffuse le sue spore anche nel vaso di *Astrocaryum;* si originarono così dei gametofiti sotterranei che, solo nel 1957, cioè presumibilmente più di tredici anni dopo la loro nascita, sono giunti alla fertilità, realizzando così per gamia gli sporofiti comparsi improvvisamente nel nostro Orto Botanico. Anche se non posso per ora dimostrare questa mia supposizione, penso che essa sia ugualmente valida, non foss'altro perchè mi sembra essere l'unica possibile.

A convalidare la mia affermazione che i due esemplari di *Psilotum nudum,* coltivati nel nostro Orto Botanico, sono due entità nettamente distinte, depongono, inoltre, alcune differenze morfologiche esistenti tra

essi, le quali, anche se riconoscibili solo ad un'accurato esame, sono sempre nette e costanti (2).

D'altra parte io penso che in una Cormofita filogeneticamente molto antica, come questa, dove il cormo è giunto ad un grado di complicazione relativamente assai basso, le minime differenze morfologiche e fisiologiche rivestano una notevole importanza.

Nel corso dell'esposizione di questa nota chiamerò « forma α » l'esemplare in vaso, e « forma β » gli esemplari che vivono ospiti nel vaso di *Astrocaryum mexicanum,* senza dare però a questi termini un valore sistematico.

Tecnica

Ricerca del numero cromosomico.

Ho cercato di determinare il numero cromosomico della « forma α », eseguendo strisci al carminio acetico di cellule madri delle spore, prelevate dagli sporoteci triloculari in via di maturazione, precedentemente fissati con Carnoy modificato (alcool assoluto-acido acetico glaciale, 3 : 1). Però, dato che la meiosi si presentava irregolare e mi impediva quindi il rinvenimento dell'esatto numero cromosomico, ho eseguito strisci delle cellule meristematiche in divisione mitotica, appartenenti agli apici vegetativi.

Lo stesso ho fatto per la « forma β » che, oltretutto, non ha mai sporificato.

Per giungere alla separazione dei cromosomi nella piastra metafasica ho dovuto provare molti pretrattamenti; fra tutti è risultato il migliore quello con soluzione di ossichinolina. Comunque, a causa della particolare difficoltà del materiale (alto numero cromosomico, cromosomi lunghi, difficoltà nello schiacciamento a causa dell'epidermide dell'apice vegetativo), non mi è stato possibile conseguire risultati molto brillanti. D'altra parte non ho voluto perdermi in raffinatezze tecniche, perché sono riuscito a ottenere diverse piastre cromosomiche che, per quanto non fotografabili, mi hanno permesso lo stesso il conteggio dei cromosomi.

Gli apici pretrattati per 5 ore con soluzione di ossichinolina (0,058 mgr. in 100 cc. di H_2O), sono stati fissati nella miscela di Battaglia

(2) Per non uscire troppo dall'argomento non ritengo opportuno di esporle in questa sede; spero di poterci tornare sopra in altra occasione.

costituita da: alcool 95° — acido acetico glaciale — formalina 40% — cloroformio, nei rapporti 5 : 1 : 1 : 1 (Battaglia 1957*a*). L'ho trovata molto migliore del Carnoy, soprattutto perchè intensifica il tono rosso della colorazione. D'altra parte il pur ottimo 2BD-La Cour annerisce il citoplasma; è quindi di uso meno rapido e, di converso, molto meno pratico in una ricerca dove, dei cromosomi, interessa conoscere solo il numero e non la morfologia.

Per la colorazione ho usato la tecnica dello schiacciamento al Feulgen, perfezionata, per gli apici radicali, da D'Amato (1946) e da Battaglia (1951), opportunamente da me adattata al materiale che ho dovuto esaminare. I preparati ottenuti sono stati lutati ed esaminati direttamente al microscopio, prolungandone la durata mediante conservazione in frigorifero, secondo i suggerimenti di Battaglia (1957*b*).

Studio del comportamento nucleolare.

Tutte le ricerche sui fenomeni mitotici delle cellule meristematiche le ho effettuate servendomi di sezioni seriali longitudinali di apici vegetativi, precedentemente inclusi col metodo corrente in paraffina. Lo spessore delle sezioni variava da 3 a 6 μ.

Allo scopo di controllare le eventuali differenze citologiche esistenti tra le due forme di *Psilotum nudum*, ho sottoposto gli apici vegetativi di entrambe agli stessi precisi trattamenti, tanto nel fissaggio, quanto nella disidratazione e nella diafanizzazione; li ho poi inclusi in paraffina accoppiati a due a due, in modo che, accanto ad un apice della «forma α», si trovasse un apice della «forma β». In tal modo i metodi di colorazione sono stati effettuati, per gli apici di entrambe le forme, nelle medesime condizioni. Questo mi è sembrato essenziale specialmente per i metodi citochimici.

Per mettere in evidenza il nucleolo in cellule, sia intercinetiche sia in movimento mitotico, ho trovato davvero ottimo il metodo ideato da Semmens e Bhaduri (1939, 1941; vedi anche Semmens 1943), che consta essenzialmente nella colorazione dei cromosomi col metodo citochimico di Feulgen, e nella colorazione del nucleolo con verde luce, dopo mordenzamento in una soluzione satura di Na_2CO_3 in alcool a 80°. Con questo metodo di colorazione sono riuscito a rendere visibili addirittura delle tracce di materiale nucleolare, il che è molto importante in ricerche di questo genere.

Come fissativi ho provato il Karpetschenko, il 2BD-La Cour, il Flemming nella formula senza acido acetico, il Delaunay con postcro-

mizzazione in acido cromico allo 0,5%, il Carnoy modificato, l'Helly (Zenker formolico), il Bouin ed infine la soluzione alcoolformolacetica (Alcool 90°, 85 p. — formalina 40%, 10 p. — acido acetico glaciale, 5 p.). I migliori risultati li ho ottenuti con la miscela alcoolformolacetica, col Carnoy e col Karpetschenko: tutti fissativi, questi, contenenti acido acetico. Faccio questa precisazione perchè SEMMENS e BHADURI suggeriscono, per la buona riuscita del loro metodo, di usare fissativi privi di acido acetico. Questo dimostra che le troppe sottilizzazioni sull'impiego dei fissativi, talvolta sono inutili e non fanno altro che complicare le ricerche.

Oltre al metodo Semmens-Bhaduri, per lo studio della permanenza del nucleolo mi sono avvalso anche dei preparati colorati col metodo Unna-Pappenhaim, col bleu di toluidina e con colorazioni fluorescenti all'ultravioletto, eseguiti per il più preciso scopo di evidenziare citochimicamente l'acido ribonucleico (ARN).

Studio dell'acido ribonucleico.

Per questo scopo ho impiegato il metodo classico di BRACHET che, com'è noto, applica la ribonucleasi (RNasi) come controllo alla colorazione, sia con miscela Unna-Pappenhaim di verde metile-pironina sia con soluzione di bleu di toluidina (BRACHET 1942, 1953; LISON 1953). Come fissativi ho usato essenzialmente la miscela alcoolformolacetica, il Carnoy e l'Helly.

Mi sono servito sempre di ribonucleasi cristallizzata, preparata dalla casa Boehringer.

Per differenziare il materiale nucleolare dal cromatinico, ho impiegato anche il microscopio a fluorescenza, usando soluzioni di fluorocromi, come l'arancio di acridina, il giallo di acridina e la corifosfina, secondo i metodi indicati da GURR (1956). Ho applicato, sempre con il microscopio a fluorescenza, anche il metodo citochimico di Von BERTALANFFY e BICKIS (1956), controllato con RNasi. I risultati da me ottenuti, anche se soddisfacenti, non hanno mai raggiunto l'estrema chiarezza del metodo Semmens-Bhaduri da un lato, e della colorazione di Unna-Pappenhaim dall'altro; tecniche queste che, oltretutto, una volta perfezionatone il modo di impiego, sono di estrema semplicità.

Per i disegni, un po' schematizzati, mi sono avvalso della camera lucida.

Per le microfotografie a colori ho usato apparecchiature Leitz e come materiale sensibile ho impiegato la pellicola EKTACHROME Type F

(for flash). Come sorgente di luce mi sono servito di una lampadina con filamento di tungsteno, senza ricorrere a filtri correttivi (3).

Risultati

Numero cromosomico.

Come già ho detto sopra, non sono riuscito a stabilire il numero cromosomico di *Psilotum nudum* «forma α», attraverso lo studio delle piastre metafasiche di cellule madri delle spore in meiosi. I conteggi di varie piastre cromosomiche infatti, sono risultati discordanti, perchè, in questo esemplare, l'appaiamento dei cromosomi alla meiosi non è regolare: accanto a cromosomi sinaptici bivalenti, sono chiaramente visibili dei monovalenti e dei trivalenti (Tav. XLI, figg. 3, 4).

Il conteggio dei cromosomi di alcune piastre metafasiche in strisci di apici vegetativi, ha rivelato che a *Psilotum nudum* (L.) Beauv. «forma α» compete il numero cromosomico somatico $2n$ = ca. 156.

A causa della difficoltà del materiale, non sono riuscito ad arrivare ad un conteggio esatto; tuttavia i numeri da me trovati in varie piastre differivano, al massimo, di + 4 o — 4 nei confronti del numero 156.

Anche il numero cromosomico sporofitico di *Psilotum nudum* (L.) Beauv. «forma β», determinato anch'esso sugli apici vegetativi, è risultato essere $2n$ = ca. 156.

Mitosi e comportamento nucleolare in Psilotum nudum *(L.) Beauv. «forma α».*

Cellula in interfase. Il citoplasma delle cellule della zona meristematica si presenta sempre più o meno vacuolizzato. Accanto ai plastidi — quando sono presenti — si notano, oltre a granuli di amido, gocce di materiali di riserva la cui natura non ho ritenuto, almeno per ora, dover accertare citochimicamente. Queste caratteristiche del citoplasma sono particolarmente evidenti al microscopio a fluorescenza, in preparati trattati con fluorocromi.

Anche se più o meno evidente, a seconda del momento dell'interfase in cui è stata colta la cellula, la presenza di una forte basofilia, non riscontrabile dopo pretrattamento con RNasi, ci indica che il citopla-

(3) Ringrazio caldamente i tecnici della Zincografica Fiorentina che, con grande passione e perizia, hanno eseguito gli zinchi per le tavole in quadricromia.

sma è particolarmente ricco di ARN. Tale basofilia da parte del citoplasma decresce gradatamente nelle cellule, man mano che ci si allontana dalle zone meristematiche dove le mitosi sono più frequenti.

Riguardo alla distribuzione dell'ARN citoplasmatico nella cellula interfasica, posso dire che si nota un maggiore addensamento di questo acido nucleico intorno al nucleo.

I nuclei intercinetici, più o meno sferici, appaiono molto diversi nelle dimensioni: il loro diametro varia da un minimo di ca. 12-13 μ ad un massimo di ca. 17-18 μ. In ogni nucleo sono presenti da 2 a 6 nucleoli (più frequentemente 4-6), ma talvolta anche in numero superiore. La loro forma è quasi sempre più o meno sferica ed il loro diametro oscilla tra un minimo di ca. 1,5 μ ad un massimo di ca. 4 μ. Con molta probabilità fenomeni di fusione nucleolare contribuiscono a queste notevoli variazioni, tanto nel numero, quanto nelle dimensioni, presentate dai nucleoli.

Intorno al nucleolo esiste una « sfera perinucleolare » (così la chiamano anche TRAMEZZANI e VALERI in una loro memoria del 1956) che, in sezione, appare con l'aspetto di una corona circolare, il cui raggio può arrivare fino a ca. 2 μ, completamente cromofoba a tutte le colorazioni da me usate. Essa separa dal materiale cromatinico il nucleolo, il quale, talvolta in posizione eccentrica, più frequentemente occupa una posizione centrale rispetto a questa struttura (4).

I nucleoli, si dimostrano spiccatamente basofili, mostrandosi al test della RNasi molto ricchi di ARN, anche se una parte della reazione colorata debba essere attribuita — almeno io penso — ad un'altra sostanza presente nel nucleolo, diversa dall'ARN ma come questo basofila. Infatti, anche dopo l'azione ribonucleasica, in ripetute esperienze a concentrazioni e a temperature diverse, prolungate talvolta per molte ore, i nucleoli, anche se debolmente, si coloravano sempre. Non ho incluso microfotografie di cellule intercinetiche colorate dopo trattamento con RNasi, tuttavia questo fatto è chiaramente visibile nella fig. 9 della Tav. XLII, che mostra una metafase, con due nucleoli persistenti nel citoplasma, fotografata in un preparato trattato con RNasi prima della

(4) L'azione coartante dei fissativi influirà certo nel rendere particolarmente evidente questa formazione, tuttavia io penso che una sfera perinucleolare esista veramente « in vivo », a separare il nucleolo dalla cromatina, e che sia occupata da un liquido, forse identificabile col succo nucleare, che non ha nessuna affinità per i coloranti, almeno per quelli da me usati. Essa forse ci esprime una certa repulsione esistente nel nucleo intercinetico fra nucleolo e cromatina.

colorazione con bleu di toluidina (cfr., nella stessa tavola, con la fig. 17 che riproduce una telofase reperita in una sezione longitudinale di apice vegetativo, colorata con bleu di toluidina senza pretrattamento con RNasi) (5).

Sempre controllando con RNasi, sia usando la colorazione Unna-Pappenhaim, sia quella al bleu di toluidina, sia impiegando il metodo Von Bertalanffy-Bickis col microscopio a fluorescenza, ho accertato che, oltre che nel nucleolo, ARN si trova, in notevole quantità, anche nelle altre parti del nucleo. Infatti i nuclei delle zone meristematiche dell'apice vegetativo, che dopo l'azione del verde metile-pironina appaiono violaceo-verdastri, in preparati pretrattati con RNasi assumono invece un colore nettamente verde. Questo indica che nel nucleo è presente dell'ARN il quale, con la sua pironinofilia, modifica il colore verde impartito all'ADN dal verde di metile.

Il nucleolo di *Psilotum nudum,* più o meno evidentemente a seconda dei fissativi e dei metodi di colorazione usati, presenta sempre delle evidenti strutture interne (vedere Tavv. XLII e XLIII, figg. 6, 7, 15, 23 e 25, tenendo presente che tali strutture non risultano bene in tavole a colori). Il più delle volte esse hanno tutta l'apparenza di inclusi vacuolari irregolarmente rotondeggianti, trasparenti, cromofobi almeno con i metodi di colorazione da me usati. Altre volte invece — e non poche — in preparati colorati con i soliti metodi, ho visto dentro il nucleolo un filamento più o meno aggrovigliato che, ad una accurata osservazione, presenta piccole nodosità, quasi fosse strettamente spiralizzato. Questa formazione filamentosa, da me osservata con il microscopio a contrasto di fase anche «in vivo» su cellule prelevate dalla zona meristematica dell'apice vegetativo, penso debba essere interpretata come espressione del «nucleolonema», formazione nucleolare messa in luce nel 1951 da Estable e Sotelo.

Anche se questi non molti ma chiari reperti mi spingono a pensare che nel nucleolo di *Psilotum nudum* esista veramente una struttura filamentosa interpretabile come nucleolonema, tuttavia sono costretto, almeno per ora, a lasciare aperto il problema, poichè non ho ancora studiato attentamente questa struttura con i metodi citochimici adatti.

(5) Si potrebbe anche pensare che la persistenza della basofilia nel nucleolo di *Psilotum nudum* dopo trattamento con RNasi, derivi dal fatto che parte dell'ARN, presente nell'organulo nucleare, sia in qualche modo protetta — magari per azione del fissativo — dalla digestione enzimatica da parte di qualche altra sostanza presente nel nucleolo.

Cellula in profase. Il sintomo più evidente dell'inizio del processo mitotico è rappresentato dalla comparsa nel citoplasma, con evidenza progressivamente maggiore, in corrispondenza di due poli opposti del nucleo, di due cappe polari particolarmente ricche di ARN (Tav. XLII, figg. 5, 6; Tav. XLIII, figg. 23, 24).

Corrispondentemente il nucleo, nel quale si cominciano a vedere i segni dell'inizio della spiralizzazione a carico dei cromosomi, assume per gradi la forma di un elissoide, il cui asse maggiore passa per le cappe polari. In corrispondenza di queste strutture, sempre più ricche di ARN, cominciano ad essere visibili le fibrille del fuso in via di formazione (Tav. XLII, fig. 6; Tav. XLIII, fig. 24). I cromosomi si spiralizzano sempre di più e cominciano ad evidenziarsi.

Riguardo ai nucleoli nulla di notevole da osservare; semmai, per l'esattezza, ho notato che essi, anche se non generalmente, occupano le parti più periferiche del nucleo.

Cellula in prometafase. Iniziando a dissolversi in corrispondenza delle cappe polari, la membrana nucleare gradatamente scompare (6). I cromosomi, ancora lunghi, in via di spiralizzazione, mentre il fuso si sta sempre più organizzando, tendono a disporsi in piastra equatoriale.

Nella zona del fuso l'ARN va aumentando.

Al momento della sparizione della membrana nucleare, di tutti i nucleoli che erano presenti nel nucleo interfasico, qualcuno sicuramente si dissolve nel citoplasma, contribuendo all'accumulo di ARN nelle zone del fuso, altri invece persistono nel citoplasma, molto vicini ai cromosomi.

Cellula in metafase. I cromosomi, che appaiono sempre più intensamente colorabili col metodo di Feulgen, si dispongono all'equatore della cellula, accorciandosi progressivamente; nella tarda metafase si fanno in essi evidenti i due cromatidi che si preparano a separarsi.

Tutta la zona del fuso appare marcatamente basofila e mostra un forte accumulo di ARN (Tav. XLII, fig. 7; Tav. XLIII, fig. 25).

I cromosomi, con la colorazione di Unna-Pappenhaim, appaiono di un verde più puro di quello assunto dalla cromatina intercinetica. È difficile stabilire se questo dipenda dalla loro aumentata spiralizzazione o da un loro eventuale impoverimento in ARN, a favore del citoplasma.

(6) Anche se WADA (1950, 1955) sostiene, con suggestive esperienze e validi argomenti, che la membrana nucleare non scompare durante la mitosi, io ho preferito per ora non indagare sul problema e mi sono uniformato alle vedute della maggioranza dei citologi.

I nucleoli, che persistono nel citoplasma — spesso uno o due, frequentemente tre o quattro, rarissimamente in numero maggiore — appaiono nella grande maggioranza dei casi strutturalmente perfetti, pressochè uguali a quelli del nucleo interfasico; in una parola, non mostrano segno alcuno che riveli un incipiente dissolvimento. Semmai, soprattutto giudicando dall'intensa colorazione rossa che presentano le zone immediatamente vicine ad essi, penso che cedano al citoplasma

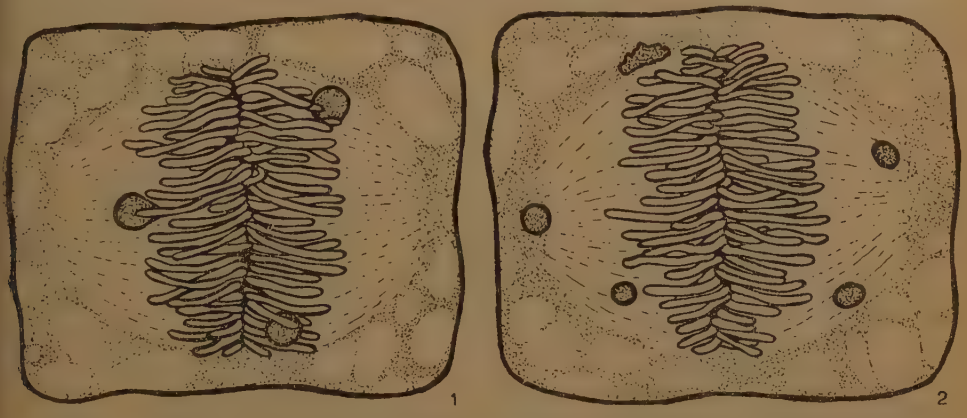


Fig. 1. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α ». Disegno schematico di una cellula meristematica di apice vegetativo in metafase. I nucleoli sono ancora molto vicini ai cromosomi. Ingrandimento: × 2600 ca.

Fig. 2. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α ». Disegno schematico di una cellula meristematica di apice vegetativo in metafase. Sono visibili nucleoli persistenti ben conservati nella zona del fuso e, al di fuori di questa, un nucleolo in dissolvimento. Ingrandimento: × 2600 ca.

parte del loro ARN. Questo fatto forse rappresenta la prima fase del dissolvimento del nucleolo.

Riguardo alla posizione che durante questa fase mitotica occupano nella cellula i nucleoli persistenti, posso dire che essi all'inizio sono molto vicini ai cromosomi, non di rado strettissimamente uniti ad essi (fig. 1; Tav. XLII, fig. 7); poi, in stadi più tardivi, quando ormai il fuso è quasi del tutto organizzato, due di essi, talvolta uno solo, si staccano dalla piastra equatoriale — e nel far ciò non è raro che si deformino divenendo piriformi (Tav. XLII, fig. 7; vedi anche MANTON 1950, fig. 231*b* a pag. 236) — e si dirigono verso i poli del corpo fusale, finendo con l'occupare all'incirca le posizioni che nelle cellule animali occupano i centrosomi (fig. 3; Tav. XLII, figg. 8, 9, 10 e 11; Tav. XLIII, fig. 25).

Altri nucleoli persistenti, se ce ne sono, possono ubicarsi diversamente, talvolta addirittura al di fuori del corpo fusale, molto vicini alle parti periferiche della piastra metafasica (fig. 2). Son proprio questi nucleoli che mostrano più spesso i sintomi dell'inizio del dissolvimento, presentandosi con i contorni meno netti, lievemente irregolari, colorati quasi con la stessa intensità del citoplasma che li circonda.

Cellula in anafase. I cromatidi, appena delaminato il centromero, si dirigono con perfetta regolarità ai due poli del corpo fusale.

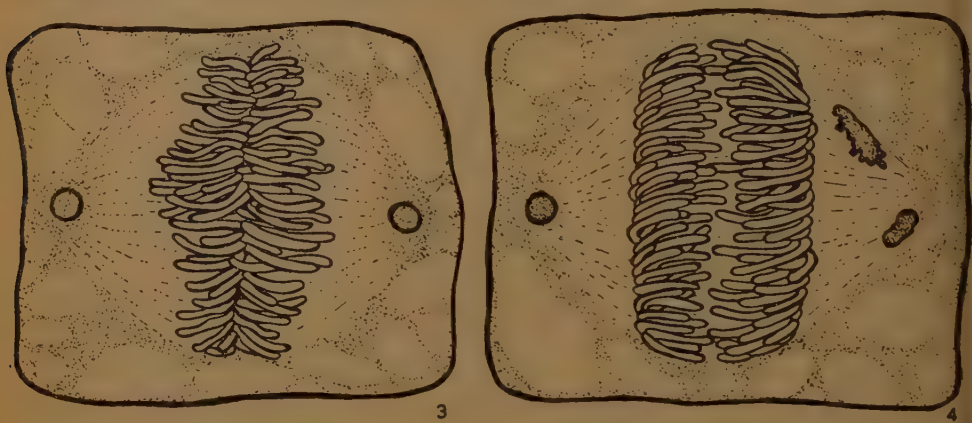


Fig. 3. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α ». Disegno schematico di una cellula meristematica di apice vegetativo in metafase. I due nucleoli persistenti appaiono disposti con perfetta simmetria ai poli del fuso. Ingrandimento: × 2600 ca.

Fig. 4. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α ». Disegno schematico di una cellula meristematica di apice vegetativo in anafase. Il nucleolo visibile a sinistra dei cromosomi è ben conservato; gli altri due, sulla destra, stanno dissolvendosi nel citoplasma. Ingrandimento: × 2600 ca.

In questa fase i cromosomi si colorano, con l'Unna-Pappenhaim, di un verde pochissimo diverso da quello che assumono, durante la stessa fase mitotica, in preparati pretrattati con RNasi (7).

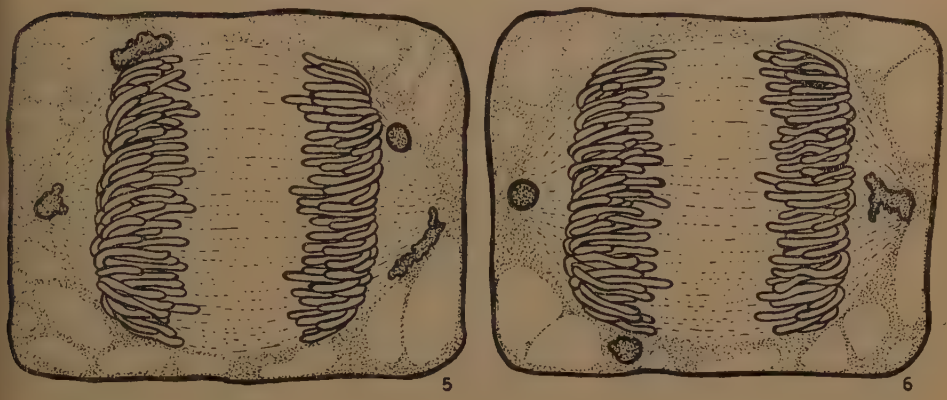
Questo fatto, che credo debba essere interpretato senz'altro come espressione di un impoverimento in ARN da parte dei cromosomi, diverrà ancora più manifesto nella telofase precoce.

Durante questa fase mitotica si fanno più evidenti i fenomeni di

(7) Purtroppo queste lievi differenze cromatiche non sono rilevabili nelle tavole in quadricromia.

dissolvimento a carico di alcuni nucleoli persistenti. Infatti, accanto a nucleoli ancora perfettamente conformati, uno o due al massimo, se ne notano altri, dalla figura irregolare, quasi del tutto dissolti nel citoplasma (figg. 4, 5, 6; Tav. XLII, fig. 12; Tav. XLIII, fig. 26). Spesso ho dedotto la presenza di nucleoli ormai quasi del tutto dissolti, dalla visione nel citoplasma di inclusi nucleolari, sia a tipo vacuolo sia, ma più raramente, a tipo nucleolonema.

Talvolta ho trovato anafasi con un solo nucleolo persistente.



Figg. 5, 6. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α ». Disegni schematici di due cellule meristematiche di apice vegetativo in anafase. Sono visibili nucleoli persistenti, ben conservati e no, sia nella zona del fuso sia al di fuori di essa. Ingrandimento: × 2600 ca.

La posizione dei nucleoli persistenti nella figura anafasica è naturalmente conseguente a quella occupata durante la metafase: si rinvengono anche qui nucleoli, sia ai poli del fuso sia in altre zone della cellula, spesso fuori del corpo fusale (figg. 4, 5, 6; Tav. XLII, figg. 13, 14, 15; Tav. XLIII, figg. 26, 27).

Anche in questa fase le colorazioni specifiche dell'ARN sono particolarmente intense, tanto nella zona del fuso, quanto in quella delle cappe polari (Tav. XLII, fig. 13; Tav. XLIII, fig. 27).

Cellula in telofase precoce. Gradatamente i cromosomi perdono la loro individualità, ed entrambi i loro aggruppamenti tendono ad assumere una caratteristica forma a rene (fig. 7; Tav. XLII, figg. 16, 17; Tav. XLIII, fig. 28). Intanto all'equatore del fuso, molto evidente in questo stadio, compaiono i primi accenni della lamella mediana.

Si ritrovano ancora, in numero vario, nucleoli persistenti nel citoplasma. Anche se in alcune cellule non vi è traccia di nucleoli nel citoplasma, questo avviene assai raramente; di solito, accanto a cellule con nucleoli chiaramente in dissolvimento, se ne trovano altre — e sono la maggioranza — nelle quali sono evidenti dei nucleoli persistenti ancora ben conservati nella loro struttura.

In questa fase la quantità dell'ARN presente nel citoplasma è massima. Si ha pironinofilia, spiccata come al solito, nella zona fusale

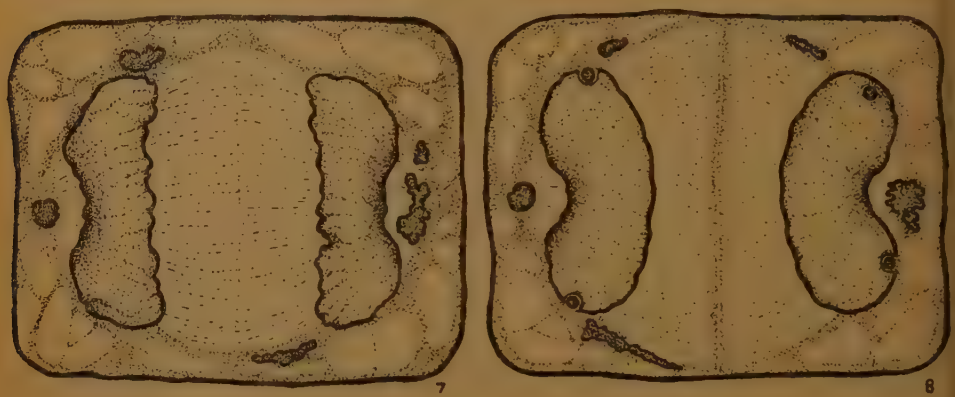


Fig. 7. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α». Disegno schematico di una cellula meristematica di apice vegetativo in telofase precoce. I due aggruppamenti dei cromosomi tendono a divenire reniformi. I nucleoli persistenti si presentano tutti in dissolvimento, in modo più o meno pronunciato. Ingrandimento: × 2600 ca.

Fig. 8. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv « forma α». Disegno schematico di una cellula meristematica di apice vegetativo in telofase media. I nuclei in via di formazione presentano una caratteristica forma a rene; in essi cominciano ad apparire i nucleoli. Nel citoplasma persistono materiali nucleolari in dissolvimento. Sulla sinistra, un nucleolo ancora abbastanza ben conservato. Ingrandimento: × 2600 ca.

(Tav. XLIII, fig. 28); rimangono incolori gli accenni della lamella mediana e le fibrille fusali. In alcuni casi i contorni delle zone pironinofile cominciano ad apparire piuttosto irregolari, e in queste zone si hanno dei punti più o meno intensamente rossi e quindi più o meno ricchi di ARN.

Cellula in telofase media. I due aggruppamenti di cromosomi divengono sempre più reniformi e, gradatamente, tendono ad assumere lo aspetto di nuclei: inizia a formarsi la membrana nucleare; i cromosomi cominciano a despiralizzarsi, risultando progressivamente sempre meno

cromofili. Intanto, nei due nuclei in via di organizzazione, appaiono i nucleoli, quasi sempre nelle zone periferiche e, talvolta, addirittura entro piccole nicchie (fig. 8).

Il corpo fusale diviene sempre più a bótte e la lamella mediana comincia a distinguersi nettamente (Tav. XLII, figg. 18, 19, 20, 21; Tav. XLIII, figg. 29, 30).

Nel citoplasma i fenomeni di dissolvimento nucleolare si fanno sempre più evidenti: però, anche in questa fase mitotica, non è rara la visione di nucleoli a contorno ancora netto.

La quantità di ARN, rivelabile nel fuso, comincia a diminuire; divengono sempre più frequenti e palesi quelle immagini di zone pironinofile irregolari, a zolle più o meno grandi, che si notano talvolta nella telofase precoce (Tav. XLII, figg. 19, 21; Tav. XLIII, figg. 29, 30).

Cellula in telofase tardiva. I nuclei vanno sempre più assumendo la forma e l'aspetto caratteristico dell'interfase. I nucleoli intranucleari, di neoformazione, divengono gradatamente più grandi e più ricchi di ARN.

All'equatore del fuso, le cui fibrille sono scomparse o quasi, è ormai evidente la membrana che separa le due cellule figlie.

Nel citoplasma sono reperibili ancora, pur con molto minor frequenza, dei piccoli ammassi di materiale nucleolare che si stanno dissolvendo nel citoplasma. È rarissimo reperire, a questo stadio telofasico, materiale nucleolare che, per la forma, ancora ricordi un nucleolo.

La quantità di ARN, presente nel citoplasma, è molto diminuita rispetto alle tappe telofasiche precedenti (Tav. XLII, fig. 22): si notano qua e là piccole zone dal contorno irregolare, in cui ancora è presente ARN in discreta quantità. Queste zolle ribonucleiche diminuiscono sempre più, e finiscono con lo scomparire negli stadi finali della telofase, quando ormai si può dire che la cellula sia entrata in intercinesi. Nel citoplasma rimane una diffusa basofilia che, leggera all'inizio, si farà gradatamente più intensa durante il periodo interfasico, specialmente nelle zone confinanti col nucleo.

Mitosi e comportamento nucleolare in Psilotum nudum *(L). Beauv.* «*forma* β».

Le cellule meristematiche dell'apice vegetativo si presentano chiaramente più grandi di quelle viste in *Psilotum nudum* «forma α». I vacuoli sono più evidenti. I nuclei però presentano pressochè le stesse

dimensioni, il che era del resto da attendersi, avendo le due forme di *Psilotum nudum* lo stesso numero cromosomico.

Le cellule in mitosi, reperibili negli apici vegetativi, sono molto meno frequenti di quelle riscontrate nella «forma α». I fenomeni mitotici sono all'incirca gli stessi.

Da rilevare solo l'evidente maggior quantità di ARN riscontrabile durante le tappe mitotiche in corrispondenza del corpo fusale ([8]).

Discussione e conclusioni

Aspetti cariologici.

Il genere *Psilotum,* almeno per quanto riguarda la specie *P. nudum* (L.) Beauv., è abbastanza ben conosciuto dal punto di vista cariologico. Infatti, mentre per *Psilotum flaccidum* Wall. la letteratura ci fornisce un solo dato (Manton 1942, 1950), per *Psilotum nudum* le ricerche, iniziatesi già nell'ottocento (Guignard 1894, Rosen 1896), sono proseguite nel novecento (Meyer 1928, Okabe 1929, Manton 1942, 1950, Bierhorst 1953, 1958, Ninan 1956, Barber 1957), precisando progressivamente la fisionomia cariologica di questa specie e, di conseguenza, del genere stesso al quale, almeno per quanto a me risulta, solo le due specie citate sono ascritte ([9]).

I numeri cromosomici finora trovati in *Psilotum* sono da ricondurre, ormai con quasi assoluta certezza, al numero base $x = 52$. Per *Psilotum flaccidum* l'unico dato, dovuto alle ricerche della Manton (1942), si riferisce ad un esemplare diploide ($n = 52$). Per *Psilotum nudum,* invece, sono stati trovati, accanto agli esemplari diploidi con $n = 52$, i tetraploidi con $n = 104$ ed un esemplare triploide con $2n = 159$ (156+3).

Secondo Chiarugi (1959, 1960), *Psilotum* deve essere considerato come un *paleopoliploide,* il cui numero base $x = 52$ è secondario e in

([8]) Mi preme sottolineare che questa mia stima quantitativa si basa solo sul confronto dell'intensità del colore rosso assunto col metodo Unna-Pappenhaim in preparati con sezioni seriali di due apici vegetativi affiancati, dei quali uno è della «forma α» e l'altro della «forma β» di *Psilotum nudum* (vedi pag. 301). Sono perfettamente conscio della scarsa attendibilità che si può dare a questo empirico metodo di stima quantitativa. Intendo dare quindi a questa mia osservazione un valore semplicemente indicativo.

([9]) *P. triquetrum* Sw. e *P. complanatum* Sw. sono infatti da considerare come due sinonimi, rispettivamente di *P. nudum* (L.) Beauv. e di *P. flaccidum* Wall.

stretto rapporto con un numero base primitivo, probabilmente $x = 13$, caratteristico delle ipotetiche Psilopsida del Paleozoico.

In *Psilotum nudum* quindi, se ci riferiamo a $x = 13$, i termini diploidi sono da considerare come 8-ploidi, i triploidi come 12-ploidi e i tetraploidi infine come 16-ploidi.

Gli Psiloti da me studiati, sia la «forma α» sia la «forma β», sono triploidi rispetto a $x_2 = 52$ ([10]), e dodecaploidi rispetto a $x = 13$.

In *Psilotum nudum* (L.) Beauv. la condizione di triploidia è già stata osservata da NINAN (1956), in un esemplare di provenienza sconosciuta, coltivato da molti anni nei «Public Gardens» di Trivandrum.

Mi sembra degno di nota che anche i miei due casi di triploidia siano stati riscontrati in esemplari coltivati. Con molta probabilità gli Psiloti triploidi, proprio in virtù della loro condizione ploidica, possiedono più potere di adattamento alle condizioni avverse che non i diploidi e i tetraploidi. A conforto di questa ipotesi posso dire che gli esemplari triploidi che vivono nel nostro Orto Botanico, in special modo la «forma α» (Tav. XL, fig. 1), presentano un meraviglioso rigoglio e non mostrano affatto di risentire di condizioni climatiche, talvolta molto diverse. Per fare un esempio, dai primi di maggio fino alla fine di settembre, il vaso di *Astrocaryum mexicanum* viene portato fuori della serra, nel giardino. Ebbene, lo *Psilotum nudum* che vi vegeta ospite non sembra molto accusare gli sbalzi climatici che, inevitabilmente, si riscontrano anche durante questi mesi primaverili estivi: continua ad accrescersi normalmente ed a diffondersi sempre più, per via vegetativa, nel vaso stesso.

In ogni modo penso che sarebbe di un certo interesse, coltivando insieme specie diploidi, triploidi e tetraploidi di *Psilotum nudum*, controllare l'influenza che può avere il grado di ploidia sul potere di adattamento in un organismo vegetale, così resistente alle condizioni avverse qual'è lo *Psilotum nudum* il quale, da lontanissime ere, è riuscito a giungere fino a noi.

Il problema della persistenza nucleolare durante la mitosi.

Fra le Cormofite ([11]) numerosi sono i casi di persistenza nucleolare; la letteratura infatti è molto ricca di lavori sull'argomento. TISCHLER,

([10]) CHIARUGI (1959, 1960) indica con x_2 il numero monoploide secondario.

([11]) Per non complicare troppo il problema, non ho voluto considerare in questa nota le Tallofite, perchè anche se il fenomeno della persistenza nucleolare è in questi organismi frequentissimo, esso si presenta con aspetti sensibilmente diversi.

ad esempio, nel suo «Allgemeine Pflanzenkaryologie» del 1942, cita quasi cento lavori compiuti fra il 1880 e il 1941. A questa lista andrebbero aggiunti, oltre ai lavori tralasciati da questo Autore — e ce ne sono — tutti quelli che sono stati pubblicati dopo il 1941, i quali in verità non sono pochi. Fra questi mi limito a ricordare: Tjio 1948; Avanzi 1950; Gori 1951, 1954, 1956; D'Amato-Avanzi 1952; Bajer 1953 (cfr. anche Guilliermond, Mangenot e Plantefol 1933, p. 222, e Dangeard 1947, p. 191).

Quindi questi fenomeni di mancato dissolvimento del nucleolo alla prometafase-metafase non sono, in fondo, un'eccezione, bensì rappresentano piuttosto un tipo di mitosi molto frequente nel regno vegetale.

Fin da quando ho iniziato ad occuparmi di questo argomento mi è parso molto strano constatare quanto gli specialisti della mitosi, sia botanici sia zoologi, abbiano dato scarso valore a questo problema: alcuni, in trattati di citologia che vanno per la maggiore, od in monografie di indiscusso valore, perfino lo ignorano; altri invece, pur occupandosene, si limitano a descriverlo, magari anche diffusamente, ma ben poco fanno per interpretarne le cause.

Eppure l'indagine sui meccanismi citofisiologici che portano a questo fenomeno, mi sembra che si riveli di non poco interesse, sopratutto per una maggiore intelligenza di quel complesso evento biologico, che è la mitosi. Infatti, l'esperienza ci insegna che talvolta è proprio grazie allo studio di quei fenomeni che escono dal binario della normalità o almeno della consuetudine, che si arriva ad interpretare gli intimi meccanismi dei fenomeni biologici normali.

Rapporti fra il nucleolo e il processo mitotico. Prima di proporre una qualsiasi interpretazione sul fenomeno della persistenza nucleolare in *Psilotum nudum*, trovo necessario considerare attentamente la questione del significato del nucleolo nel processo mitotico.

L'ipotesi che il nucleolo sia in qualche modo direttamente interessato nel fenomeno della divisione cellulare, fu in passato vagliata da molti AA.: da alcuni sostenuta, da altri decisamente contrastata ([12]). Gli argomenti addotti però, sia in favore sia contro questa ipotesi, anche se talvolta molto suggestivi nella loro logicità, ben difficilmente poggiavano su basi sperimentali tanto valide da poter resistere alla critica.

([12]) Vedere a questo proposito il paragrafo «Importanza del nucleolo nel processo mitotico e meiotico», a pag. 195 della memoria pubblicata da Gerola nel 1952.

Finalmente nel 1958 GAULDEN e PERRY, pubblicando in una breve nota i risultati di una loro magistrale esperienza, d'autorità hanno rimesso la questione sul tappeto, portando argomenti questa volta davvero validi, perchè scaturiti da una rigorosa prova sperimentale, estremamente limpida nella sua semplicità.

I due ricercatori hanno irradiato con un micropannello (*microbeam*) di raggi ultravioletti ad alta intensità, in momenti diversi della vita cellulare, nucleoli di neuroblasti di cavalletta coltivati in vitro. Essi hanno visto che, se irradiavano per tre secondi un solo nucleolo di un neuroblasto durante il periodo mitotico che va dalla tarda telofase di una divisione alla prima metà della media profase della divisione seguente, inibivano o bloccavano la mitosi *in modo permanente*. Durante l'ultima metà della media profase invece, la cellula in mitosi risentiva molto meno dell'irradiazione nucleolare. In tarda profase poi, non ne risentiva affatto. D'altro canto, l'irradiazione ultravioletta, effettuata con le medesime modalità, di regioni non nucleolari del nucleo, pur rallentando la mitosi, generalmente non la impediva. Notevole è stata pure la constatazione che l'irradiazione del nucleolo non disturbava affatto la sintesi dell'ADN.

I risultati di questa ricerca portano quindi un decisivo contributo in favore dell'ipotesi che il nucleolo rappresenti un organulo cellulare funzionalmente coinvolto con la mitosi. Infatti STERN, noto specialista del fenomeno « Mitosi », nella sua pregevole rassegna « *Mitosis and metabolic organization* », pubblicata nel giugno del 1959, mentre accoglie con grande interesse l'esperienza di GAULDEN e PERRY, auspica ulteriori studi nell'intento di precisare come, e in qual misura, si esplichi la funzione del nucleolo nei confronti della mitosi.

Mi sembra però che già l'attento esame delle esperienze dei due suddetti AA., integrato con i dati di altre ricerche, possa permetterci un'analisi delle possibili ipotesi.

Primo punto da affrontare è quello di mettere a fuoco quale sia la parte del nucleolo direttamente interessata con la mitosi. GAULDEN e PERRY propendono per la frazione ribonucleica. STERN (1959) è del medesimo avviso.

In favore di questa tesi mi sembra deporre l'effetto chiaramente mitoinibitore — preprofasico e profasico — della ribonucleasi, riscontrato da molti AA., accanto ad altri effetti citologici, dopo il trattamento di cellule vive in divisione con tale enzima. A titolo di esempio, ricordo le importanti ricerche di KAUFMANN e DAS (1954) sulle cellule meristematiche degli apici radicali di *Allium cepa* L. e di *Lilium tigrinum* Ker.,

quelle di LEDOUX, LE CLERC e VANDERHAEGHE (1954) e di BRACHET e LEDOUX (1955) sulle uova di anfibio e, infine, quelle di CHÈVREMONT, CHÈVREMONT-COMHAIRE e FIRKET (1956) su mioblasti e fibroblasti in colture di tessuti ([13]).

CHÈVREMONT e i suoi collaboratori (1956), riscontrando che il trattamento ribonucleasico non ostacola la sintesi dell'ADN durante l'interfase, pensano che esso arresti un processo citoplasmatico necessario per l'inizio della profase.

BRACHET, in alcune sue opere (ad es. 1957*a*, 1957*b*), basandosi sulle attestazioni di STICH (1951) — il quale afferma di aver riscontrato nei centrosomi di *Ciclops*, accanto a dei glicoprotidi, una piccola frazione di ARN — prospetta la possibilità che l'inibizione della mitosi sia il risultato di un danneggiamento subìto dal centrosoma ad opera della ribonucleasi.

Se si considerano però i risultati delle ricerche di GAULDEN e PERRY, mi sembra che sia giustificato pensare che, accanto ai possibili disturbi che il trattamento ribonucleasico porterebbe all'apparato centrosomico, dovrebbe essere considerato, come causa determinante dell'inibizione della mitosi, pure il danneggiamento subìto dalla frazione ribonucleica del nucleolo ad opera dell'enzima ([14]). D'altra parte questa interpretazione ci chiarirebbe anche il perchè la mitosi venga inibita dalla ribonucleasi nelle cellule delle piante superiori, dove, com'è noto, centrosomi non esistono.

S'impone ora un secondo problema, e cioè in che modo l'ARN nucleolare sia legato al determinismo della mitosi. In altri termini ci si chiede mediante quali meccanismi fisiologici l'organulo nucleare sovrintenda al processo della divisione della cellula.

È ormai cosa nota che all'ARN viene attribuito un ruolo essenziale nella sintesi delle proteine cellulari. Lo prospettarono CASPERSSON nel

([13]) Pure sugli apici vegetativi di *Psilotum nudum* ho potuto riscontrare la chiara azione mitoinibitrice del trattamento delle cellule meristematiche con soluzioni di RNasi. Tuttavia le mie esperienze in questo settore sono appena all'inizio.

([14]) Probabilmente molti casi d'inibizione preprofasica e profasica, dovuti all'azione di sostanze chimiche varie, sono da ricondursi a disordini metabolici che investono anche la frazione ribonucleica del nucleolo. Significative, da questo punto di vista, sono le osservazioni di DU BOIS, TURIAN e GONET (1957) i quali, trattando apici radicali di *Allium cepa* con soluzioni in acqua di acido borico a concentrazioni non tossiche, riscontrarono, accanto ad un chiaro effetto mitoinibitore preprofasico e profasico, evidenti segni di sofferenza da parte del nucleolo, denunciati da caratteristiche alterazioni morfologiche.

1941 e Brachet nel 1942. Essi infatti, indipendentemente l'uno dall'altro, basandosi su ricerche eseguite con metodi del tutto diversi, dimostrarono che nelle cellule in cui si ha un'accentuata sintesi di proteine — ad es. cellule in mitosi e cellule ghiandolari — sono presenti notevoli quantità di ARN, molto più elevate di quelle rilevabili in cellule dove l'attività proteosintetica sia molto bassa. Quindi « exsiste une corrélation étroite entre la teneur en ARN d'une cellule et son aptitude à synthétiser des protéines » (da Brachet 1958) ([15]).

Parrebbe quindi logico pensare che il nucleolo sia coinvolto nella mitosi proprio in virtù del suo potere proteosintetico dovuto al suo contenuto in ARN.

Stern (1959), rilevando che molti AA. (Hoffmann-Berling 1954; Jacobson e Webb 1952; Stich 1954; Shimamura e Ota 1956) hanno identificato nel corpo fusale polisaccaridi e ARN, che appaiono essere sintetizzati precedentemente all'organizzazione del fuso, e tenendo presente che alcuni antagonisti metabolici dell'ARN sono inibitori della funzione fusale, avanza la supposizione che l'ARN « giuochi un ruolo attivo nella genesi dell'apparato mitotico ». La perdita permanente da parte della cellula della capacità mitotica, conseguente all'irradiazione del nucleolo con raggi ultravioletti ad alta intensità, essendo questo organulo una sede di intenso metabolismo di ARN, costituirebbe per lo Stern un argomento a favore della suddetta ipotesi.

L'ipotesi che il nucleolo sia coinvolto nella organizzazione del fuso, direttamente, sintetizzandone le proteine che lo costituiscono, è da rigettarsi perché studi di Mazia (1957), condotti sulle uova di riccio di mare, hanno dimostrato che le proteine del corpo fusale derivano da proteine che esistevano già prima della sua formazione. Anche nelle piante nessuna sintesi di proteine accompagna la formazione del fuso: Grun (1956), infatti, ha trovato che la concentrazione massima delle proteine nucleari si riscontra poco dopo la telofase.

D'altra parte va tenuto presente che la formazione del fuso rappresenta solo un aspetto della genesi dell'apparato mitotico; l'altro aspetto è rappresentato dai processi che avvengono entro il nucleo, a carico dei cromosomi. Quindi non ci dobbiamo limitare a domandarci come si

([15]) Innumerevoli sono le conferme venute a questa teoria dal 1942 ad oggi, in seguito alle ricerche eseguite sia nel campo animale sia nel campo vegetale. Pregevoli rassegne sull'argomento ci vengono offerte da Brachet (1947, 1952, 1956, 1957*a*, 1957*b*, 1958) e da Caspersson (1950).

organizzi il fuso durante la profase, ma anche e sopratutto, perchè nel nucleo improvvisamente i cromosomi inizino a spiralizzarsi.

Si potrebbe supporre che, nella cellula interfasica, questi fenomeni inizino, e proseguano poi, a causa dell'instaurarsi di un ambiente chimico-fisico particolare, alla cui determinazione contribuirebbe con qualche componente essenziale il nucleolo.

Seduce molto l'idea che, durante le fasi iniziali del processo mitotico, il nucleolo addirittura guidi passo passo tutti i complessi cambiamenti chimico-fisici del protoplasma, almeno di quello interno al nucleo.

Questa ipotesi ci porta ad accogliere con favore la tesi di VINCENT (1954*b*), il quale, basandosi su esperienze di POLLISTER e LEUCHTENBERGER (1949) e sue personali (1954*a*), pensa che nel nucleolo esistano due tipi di ARN, dei quali, uno sarebbe più facilmente diffusibile, e l'altro più strettamente legato all'impalcatura strutturale del nucleolo.

Si potrebbe pensare allora che l'ARN nucleolare più fortemente legato, faccia parte di quella formazione filamentosa detta *nucleolonema* che ESTABLE e SOTELO (1951) sostengono esser presente in tutte le cellule, sia animali sia vegetali ([16]). VINCENT (1954*b*) propende per questa interpretazione; VANNINI (1954) e BERNHARD *et alii* (1955) si limitano a supporre che il nucleolonema contenga dell'ARN.

Recentemente le ricerche di STANLEY (1957) sul virus del mosaico del tabacco hanno dimostrato che l'ARN è capace di autoduplicazione, mantenendo così una continuità genetica. D'altra parte i risultati degli studi di RICH e DAVIES (1956) hanno dimostrato «per la prima volta che lo scheletro della molecola di ARN può assumere una configurazione non dissimile da quella esistente nell'ADN con accoppiamento complementare delle basi. Questo fatto implica che può esistere una forma di molecola di ARN simile a quella dell'ADN, e che questa potrebbe essere la forma in cui l'ARN compie la sua supposta duplicazione molecolare nei virus dei vegetali e nei virus più piccoli degli animali» (da OVEREND e REACOCKE 1957).

([16]) L'esistenza di questa struttura è oggi ammessa dalla maggioranza dei citologi. Se ne sono avute diverse conferme nel corso di ricerche nel campo animale, eseguite sia al microscopio elettronico (BORYSKO e BANG 1951; BERNHARD, HAGUENAU e OBERLING 1952; BERNHARD, BAUER, GROPP, HAGUENAU e OBERLING 1955) sia al microscopio ordinario o a quello a contrasto di fase, con tecniche citologiche diverse (LETTRÉ 1954; DENUES e MOTTRAM 1955; BOLOGNARI 1958). Come ho detto nell'esposizione dei risultati, anche in *Psilotum nudum* ho veduto nel nucleolo, accanto a inclusi vacuolari, formazioni filamentose interpretabili come nucleolonemi.

Queste ricerche portano argomenti in favore della supposizione che l'ARN sia il costituente essenziale del nucleolonema, dal momento che ESTABLE e SOTELO (1951, 1954) sostengono che questo è un filamento spiralizzato e che costituisce una struttura permanente della cellula (« *Omnis nucleolonema e nucleolonema* »).

Questa visione del nucleolonema, come struttura dotata di una propria continuità genetica, sostiene l'ipotesi che esso sovrintenda ad alcune manifestazioni vitali della cellula stessa — prima fra tutte la mitosi, almeno durante le sue prime fasi ([17]) — in virtù dell'attività di alcune sue unità fondamentali, simili ai geni cromosomici. A questo riguardo è estremamente suggestivo quello che scrive BERNHARD in una sua memoria del 1958 : « La maggior parte dei nucleoli delle cellule dei vertebrati risulta essere composta da molti granuli osmiofili, il cui diametro varia da 100 a 200 A, e da sottili filamenti di lunghezza variabile ma di diametro abbastanza costante, oscillante fra 80 e 100 A (BERNAHRD *et alii* 1955). *Le unità submicroscopiche di tali formazioni nucleolari ricordano molto quelle dei cromosomi,* anche se le proporzioni fra granuli e filamenti sembrano variare considerevolmente nei nucleoli ».

L'inibizione permanente della cellula a dividersi, causata dall'irradiazione con raggi ultravioletti (GAULDEN e PERRY 1958), troverebbe allora la sua interpretazione nella distruzione del nucleolonema o, comunque, della parte ribonucleica del nucleo più polimerizzata e più strettamente legata all'impalcatura strutturale dell'organulo nucleare.

Tutto quello che ho detto finora si riferisce sopratutto alla cellula animale : è su quella infatti che sono state fatte le esperienze più notevoli. I concetti suesposti possono essere applicati anche alla cellula vegetale, tenendo presenti però alcune sensibili differenze negli intimi meccanismi fisiologici che caratterizzano la divisione cellulare.

Le cellule animali, infatti, hanno a disposizione due centrali cellulari che sovrintendono alla mitosi : il nucleolo e i centrosomi. Le cellule vegetali invece mancano dei centrosomi. È evidente quindi che la funzione espletata da queste strutture deve essere in qualche modo rimpiazzata. Come? Si potrebbe pensare che nella cellula vegetale il nu-

---

([17]) L'obbiezione che sono stati segnalati casi di cellule che pur essendo prive di nucleolo son capaci di entrare in mitosi, non è rilevante, dato che ESTABLE e SOTELO, con le loro tecniche, sono riusciti a dimostrare chiarissimamente, proprio in tali cellule, l'esistenza del nucleolo provvisto di nucleolonema (1952).

cleolo assuma il ruolo di unico «cervello» nella guida del fenomeno mitotico ([18]).

Se ne intravedono i sintomi, mi sembra, nel fatto che nella cellula vegetale la formazione del fuso è in massima parte nucleare ([19]). Questo, probabilmente, perchè la membrana nucleare costituisce una barriera che difficoltizza gli scambi chimico-fisici con i settori citoplasmatici e, quindi, l'influenza del nucleolo sul citoplasma.

Nei vegetali la stessa organizzazione della parte citoplasmatica del fuso, anche se indirettamente, è forse sotto il controllo del nucleolo. Infatti quell'ARN che infarcisce progressivamente le zone delle cappe polari, interpretabili come formazioni vicarianti i centrosomi, e che sovrintenderebbe all'organizzazione delle fibrille fusali citoplasmatiche ([20]), potrebbe provenire dal nucleo e questo suo passaggio sarebbe determinato, anche se forse indirettamente, dai geni ribonucleici del nucleolo.

Le ricerche di Watson (1954, 1955), di Dawson, Hossack e Wyburn (1955) e di altri AA. hanno stabilito che nella membrana nucleare esistono dei pori di dimensioni tali da permettere il libero passaggio di molecole relativamente grandi, come quelle di ARN e di alcune proteine. Recentemente poi, anche se con alcune riserve sulla loro struttura e sul loro funzionamento, i pori della membrana nucleare sono stati dimostrati al microscopio elettronico (Bernhard 1958) ([21]).

Concludendo quindi, esistono argomenti per affermare che il nu-

([18]) Sarebbe interessante ripetere l'esperienza di Gaulden e Perry (1958) su cellule vegetali in mitosi: in questo caso, per i motivi detti sopra, penso che si avrebbe azione mitoinibitrice anche irradiando oltre la prima metà della media profase.

([19]) A questo proposito mi sembra che andrebbero considerate con estrema attenzione le ricerche di Wada (1950, 1955), il quale, basandosi sull'osservazione «in vivo» di cellule vegetali in mitosi, sostiene che la membrana nucleare persiste per tutta la durata della mitosi e che il *fuso mitotico si forma interamente nell'interno del nucleo.*

([20]) Tale organizzazione, secondo le ricerche citate più sopra (Mazia 1957; Grun 1956), non può consistere nella sintesi delle proteine che costituiscono l'apparato fusale, ma può essere vista nella sintesi da parte della frazione ribonucleica che occupa la zona delle cappe polari, della componente proteica di qualche composto enzimatico direttamente interessato al cambiamento chimico-fisico che investe le proteine durante la formazione delle fibrille fusali. Secondo le vedute moderne si avrebbe essenzialmente la formazione di legami S—S mediante ossidazione dei gruppi — SH (Mazia 1955, 1958, 1959).

([21]) In questa memoria si ha, fra l'altro, un'esauriente rassegna sull'argomento.

cleolo, che nella cellula animale le esperienze di GAULDEN e PERRY (1958) hanno dimostrato essere coinvolto con la mitosi, nella cellula vegetale, mancando l'apparato centrosomico, costituirebbe l'unico «cervello» per la mitosi, ed avrebbe quindi una funzione più imponente di quella del nucleolo della cellula animale.

Anche se tutto quello che ho detto in questo paragrafo ha per la massima parte il tenore di ipotesi, e richiede di esser vagliato alla luce di una serrata analisi sperimentale, penso che ci siano oggi sufficienti argomenti per poter affermare con una certa sicurezza quello che VON DERSCHAU scriveva nel 1914, e cioè che «non si dovrebbe sbagliare attribuendo al nucleolo il punto centrale di tutte le manifestazioni vitali della cellula, sia animale sia vegetale» ([22]).

Persistenza nucleolare in Psilotum nudum. Fin da una prima analisi dei resultati ottenuti nello studio della mitosi in *Psilotum nudum,* la constatazione che, al momento del dissolvimento della membrana nucleare, parte dei nucleoli scompaiono nel citoplasma mentre altri permangono, o inalterati o con chiari segni di incipiente dissolvimento, mi ha indotto a pensare che la persistenza del nucleolo durante le tappe mitotiche sia da mettersi in rapporto con la presenza nel nucleo delle cellule meristematiche di una quantità eccessiva di materiale nucleolare.

Della medesima opinione sono anche altri AA. tra i quali ricordo GEROLA che, in una sua memoria del 1950, pur occupandosi di altro argomento, riporta per inciso alcuni casi in cui egli ha constatato persistenza di materiale nucleolare durante la mitosi.

A questo punto però, si impone la necessità di trovare una giustificazione a questa presenza in eccesso di materiale nucleolare.

Cercando di dare un'interpretazione ai risultati ottenuti da GAULDEN e PERRY (1958), ho proposto nel precedente paragrafo la tesi che nel nucleolo esista una struttura, di cui è parte essenziale l'ARN — identificabile molto probabilmente col nucleolonema di ESTABLE e SOTELO — capace di autoduplicazione, e che, nella cellula, a questa struttura competa, tra l'altro, la determinazione e il controllo della mitosi.

Questa parte nobile ribonucleica del nucleolo sovrintenderebbe alla mitosi, mediante l'azione coordinata di alcune sue unità fondamentali che, molto probabilmente, agirebbero come si pensa che agiscano i geni cromosomici; e, cioè, o producendo enzimi come prodotto primario o

([22]) Da GEROLA (1952).

secondario, o controllando l'attività di enzimi, mediante la formazione di attivatori a inibitori specifici (BUTENANDT 1952) ([23]).

Il concetto di autoduplicazione sgorga automaticamente in quello di ereditarietà: la parte nobile del nucleolo si autoduplica e quindi le due cellule figlie ereditano gli stessi geni ribonucleici nucleolari. Ma, dietro al concetto di ereditarietà, sta quello di multiformità. È logico pensare infatti, che negli organismi viventi esistano moltissimi corredi genici nucleolari, diversi quantitativamente e qualitativamente.

Se si suppone che ogni specie vivente abbia il suo caratteristico corredo genico nucleolare — e questa supposizione è la logica conseguenza delle precedenti ipotesi — si può anche pensare che, in ognuna di esse, il fenomeno comune «mitosi» si realizzi con modalità fisiologiche caratteristiche alla specie stessa. Al medesimo fenomeno si potrà giungere quindi per strade diverse, più o meno complesse, a seconda del grado di nobiltà del corredo genico ribonucleico nucleolare, proprio della specie.

Se consideriamo lo *Psilotum nudum*, possiamo pensare che in questo organismo il corredo dei geni nucleolari, che sovrintende alla mitosi, sia poco perfezionato ([24]), e che, di converso, il periodo interfasico, caratteristico delle cellule meristematiche, sia molto lungo. Depone a favore di questa ipotesi lo scarsissimo numero di mitosi che si rinvengono in un apice vegetativo e il conseguente assai lento accrescimento della pianta.

In un periodo interfasico così lungo i processi di sintesi continuano per molto tempo e, come risultato, si ha un accrescimento notevole da parte della cellula. Infatti tra le dimensioni delle cellule in stadi interfasici precoci e quelle in stadi tardivi, esistono delle differenze molto spiccate; questo fatto è più facilmente riscontrabile fra i nuclei (vedi pag. 304).

È evidente che anche i nucleoli si accresceranno a dismisura, arricchendosi sempre più delle sostanze che li costituiscono. Si arricchiranno

([23]) L'ipotesi che nel nucleolo esistano geni ribonucleici, dalla cui azione dipenderebbero le più importanti manifestazioni vitali della cellula, per azzardata che sia, dovrebbe essere vagliata da chi è in condizioni di intraprendere ricerche avvalendosi di metodi di avanguardia. Penso che ne varrebbe la pena, perchè, qualora essa risultasse fondata, sarebbe da considerare attentamente l'eventualità che fenomeni di mutazione, spontanei o provocati, a carico dei geni ribonucleici nucleolari, siano coinvolti nell'improvvisa trasformazione di una cellula normale in cellula tumorale.

([24]) Questo potrebbe dipendere dal basso grado evolutivo presentato dal genere *Psilotum*.

in particolar modo di sostanze proteiche, presenti nel nucleolo, come asserisce VINCENT (1954*b*), in forti proporzioni (fino al 90% dell'intera massa nucleolare), sintetizzate ad opera dell'ARN. Ad aumentare le capacità proteosintetiche del nucleolo contribuisce il suo notevole contenuto in ARN, quasi sicuramente da mettere in relazione, sia con l'alto numero cromosomico della specie ([25]) sia con la lunga durata dell'interfase che, ovviamente, prolunga e quindi favorisce anche la sintesi dell'ARN stesso.

Perciò, allorchè nella cellula interfasica si instaurerà il processo mitotico, i nucleoli saranno talmente sviluppati che non potranno scomparire tutti al momento del dissolvimento della membrana nucleare e, in parte, permarranno, più o meno intatti, nel citoplasma.

Ricapitolando, in *Psilotum nudum* (L.) Beauv., si avrebbe persistenza nucleolare durante la mitosi, a causa dell'eccessiva quantità di materiale nucleolare che viene a trovarsi nel nucleo della cellula meristematica al momento dell'inizio della profase mitotica ([26]). Tale presenza di nucleoli particolarmente ipertrofici dovrebbe esser messa in relazione con la lunga durata del periodo interfasico, che prolunga le sintesi delle sostanze costituenti l'organulo nucleare; in particolare sarebbe prolungata l'azione proteosintetica dell'ARN nucleolare ([27]), già di per sé

([25]) Anche se le affermazioni di CASPERSSON (1941, 1950), secondo le quali l'ARN nucleolare sarebbe sintetizzato sotto il controllo dell'eterocromatina, non sono ancora sufficientemente dimostrate sperimentalmente, si può pensare che esista nella cellula un rapporto fra il contenuto in ADN e quello in ARN. VITAGLIANO e DE NICOLA (1948), ad esempio, riportano che le cellule follicolari poliploidi dei testicoli di *Asellus* secernono notevoli quantità di ARN. Secondo questi AA. « è evidente che la cromatina nucleare partecipa in qualche modo a questa attività » (da MONTALENTI 1949).

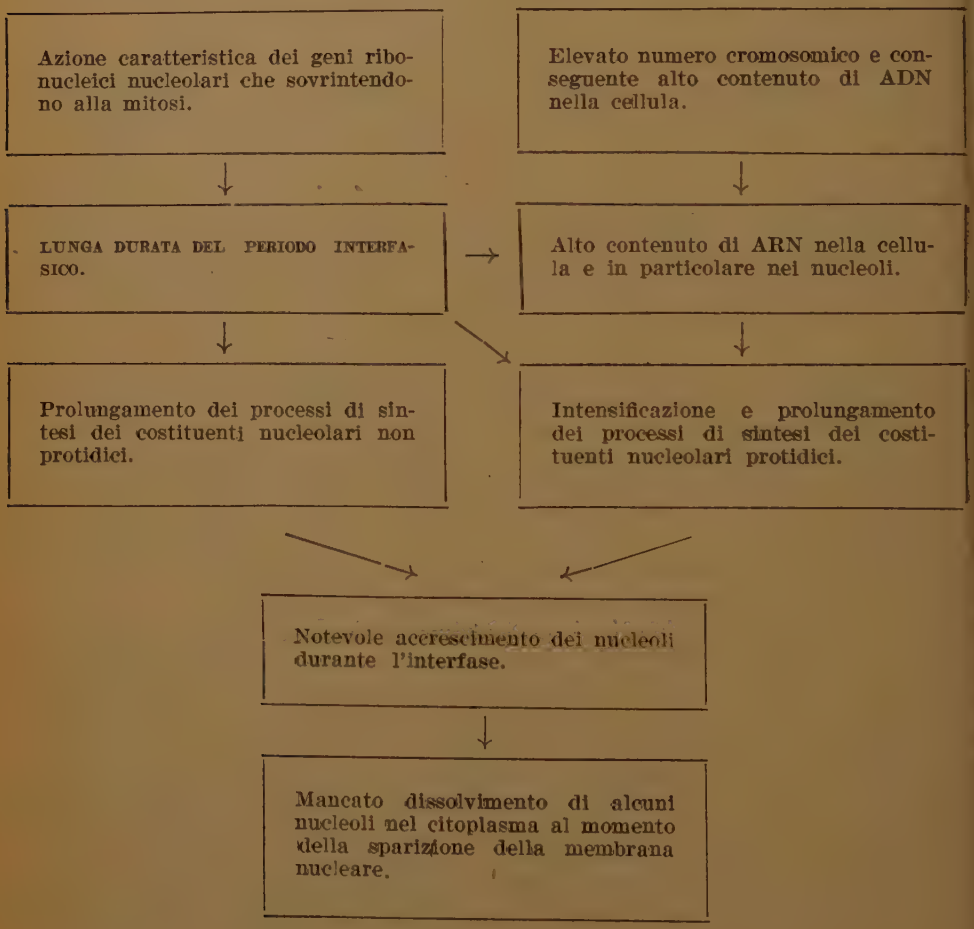
È proprio nell'intento di mettere in luce l'influenza dell'alto numero cromosomico, sia sulla quantità di ARN presente nella cellula sia sulla persistenza nucleolare stessa, che estesi le ricerche allo *Psilotum nudum* « forma β », che speravo molto essere di grado ploidico diverso da quello della « forma α ». Invece, come già ho detto, all'analisi cariologica la « forma β » si rivelò essere un triploide, con $2n$ = ca. 156, proprio come la « forma α ». Conto di poter essere in grado, in futuro, di studiare anche esemplari diploidi e tetraploidi di *Psilotum nudum*.

([26]) Va tenuto presente inoltre, che anche durante la profase si ha un ingrandimento nucleolare, accompagnato da un aumento dell'ARN contenuto nell'organulo nucleare (GEROLA 1952).

([27]) A tale lavoro sintetico sarebbe interessata quella frazione di ARN nucleolare meno polimerizzata e più diffusibile, presente nella « pars amorpha » del nucleolo.

molto intensa per le forti quantità di quest'acido nucleico presenti nel nucleolo, le quali andrebbero riferite, sia all'elevato numero cromosomico, e quindi all'alto contenuto di ADN caratteristico di *Psilotum nudum,* sia alla lunghezza dell'interfase, che favorirebbe la sintesi dell'ARN nucleolare stesso (vedi schema n. 1).

Quindi la lunghezza dell'interfase sarebbe da considerare come la maggiore responsabile dell'accumulo di materiale nucleolare nelle cellule meristematiche intercinetiche di *Psilotum nudum,* e, di conseguenza, della persistenza di nucleoli durante la mitosi.



Schema n. 1. — Quadro sinottico dei meccanismi citofisiologici che porterebbero, in *Psilotum nudum* (L.) Beauv., al fenomeno della persistenza nucleolare durante la mitosi.

Ho trovato nella letteratura un esempio molto dimostrativo che convaliderebbe l'ipotesi secondo cui la lunghezza del periodo interfasico sarebbe causa di persistenza nucleolare. Nel 1951, GRAY e SCHOLES, studiando sugli apici radicali del fagiolo, hanno trovato che il periodo interfasico medio, nelle zone del meristema che si dividono con maggiore rapidità, è di 16,8 ore (ca. 1000 minuti). Un periodo interfasico medio assai lungo, se si confronta, ad esempio, con quello trovato negli apici radicali della cipolla da LAUGHLIN (1919). Tale periodo infatti, al variare della temperatura fra 10° e 30° C., oscilla fra i 194 e i 33 minuti.

Ebbene, mentre nella cipolla non si ha persistenza nucleolare durante la mitosi, in *Phaseolus* questo fenomeno si verifica in modo evidentissimo (WAGER 1904).

Naturalmente non intendo estendere l'interpretazione da me avanzata per *Psilotum nudum* e per *Phaseolus* a tutti i casi di persistenza nucleolare riscontrati fra i vegetali; del resto si sa che, per gli eventi biologici, è ben difficile trovare una formula comune a tutti gli organismi.

Io penso però che forse il fenomeno debba trovare molto spesso la radice nell'azione del corredo dei geni ribonucleici nucleolari. Questo tuttavia non implica che il secondo anello della catena sia sempre la lunga durata dell'interfase o la presenza di forti quantità di ARN.

Per trarre utili conclusioni in proposito, e anche per controllare se l'interpretazione da me proposta per il caso di *Psilotum nudum* sia rispondente alla realtà, si profila necessario estendere la ricerca — applicando almeno i semplici metodi citochimici da me impiegati — ad altri casi di persistenza nucleolare, opportunamente scelti fra i tanti di cui è ricca la letteratura.

Mi sono interessato, per quanto mi era possibile, sia consultando molta letteratura, sia interrogando alcuni zoocitologi, se il fenomeno della persistenza del nucleolo durante la mitosi sia stato riscontrato qualche volta anche tra i Metazoi, naturalmente in cellule normali. Non sono riuscito ad aver notizia nemmeno di un caso.

Anche se non è da escludere che esista qualche caso — e sarei ben lieto se mi venisse segnalato — mi sembra che sia giustificato affermare, almeno, che il fenomeno della persistenza nucleolare è assai raro fra i Metazoi.

Una ragione di questa differenza citologica fra Metazoi e Cormofite, la potremmo trovare nell'esistenza, nelle cellule dei Metazoi, del centro-

soma, organulo cellulare inesistente nelle Cormofite ([28]). Infatti la cellula animale — e mi richiamo a quello che ho detto più sopra — possedendo un «cervello» per la mitosi ben più efficiente di quello a disposizione della cellula vegetale, avrebbe necessità, per iniziare quei profondi cambiamenti chimico-fisici necessari all'instaurarsi del fenomeno mitotico, di un periodo interfasico più breve. Questo porterebbe come conseguenza, che molto difficilmente verrebbero ad essere sintetizzati, durante l'intercinesi, materiali nucleolari in quantità talmente eccedenti da persistere durante la mitosi nel citoplasma.

Mi preme sottolineare che, anche in questo caso, mi sono limitato a prospettare solo un'ipotesi fra le tante che si potrebbero proporre: a me sta a cuore, soprattutto, impostare il problema per una sempre migliore e più esatta comprensione del fenomeno della persistenza nucleolare e, conseguentemente, di quello, di ben più larga portata e suggestività, della divisione cellulare.

Aspetti del comportamento dell'ARN durante la mitosi in Psilotum nudum.

Sul probabile significato dell'ARN, rivelabile citochimicamente nelle cappe polari, ho già detto nel precedente paragrafo.

Riguardo al significato delle grandi quantità di ARN che si notano durante la metafase, l'anafase e la telofase precoce, in corrispondenza dell'apparato fusale, potrei ripetere in parte le stesse ipotesi avanzate a proposito della funzione dell'ARN evidenziabile nelle cappe polari. In questo caso però io penso che queste quantità di ARN che si dispongono nell'apparato fusale, siano da considerarsi in gran parte come l'espressione di una spartizione di questa sostanza fra le due cellule figlie. Ciò non esclude però che questo ARN svolga anche qualche sintesi essenziale per l'espletamento della mitosi. Ad esempio, è lecito pensare che esso intervenga nelle sintesi legate alla formazione della membrana cellulare divisoria.

Gli ammassi irregolari di ARN, chiaramente visibili durante la telofase nel citoplasma, penso siano da interpretarsi come espressione di una demolizione enzimatica in atto, ad opera di enzimi citoplasmatici. Alla fine della mitosi, il citoplasma della cellula verrebbe quindi ad essere molto ricco di prodotti della demolizione dell'ARN, i quali è lecito pensare costituiscano in gran parte i mattoni essenziali per l'edificazione del nuovo ARN cellulare.

([28]) Le eccezioni non riguardano le cellule somatiche.

A questo proposito mi sembra di grande interesse speculativo l'osservazione che, durante la mitosi, l'ARN che occupa tutta la zona fusale viene ripartito inegualmente fra le due cellule figlie. Questo fatto, che appare chiarissimo durante la visione al microscopio, è evidente anche nelle figure 28 e 29 della Tavola XLII.

Le due cellule figlie allora, ereditando ineguale quantità di ARN, verrebbero ad avere un diverso potere prospettico: questo risulta evidente se si pensa all'enorme importanza che ha l'ARN per l'economia della cellula.

Questa anisodicotomia cellulare, dal punto di vista della ripartizione dell'ARN, è logico pensare che avvenga in tutte le cellule in divisione, sia animali sia vegetali: solo che ben difficilmente potrà essere valutata al microscopio. Nello *Psilotum nudum*, grazie alle enormi quantità di ARN presenti nella cellula, abbiamo potuto vedere il fenomeno come ad una lente d'ingrandimento.

E son veramente lieto di chiudere questo mio lavoro, portando una prova in favore di quello che Alberto Chiarugi aveva genialmente prospettato sulla punta della penna. Egli infatti, nel 1954, riprendendo i concetti già espressi in una Sua magistrale memoria del 1952, così scriveva:

« Durante la segmentazione meristematica, in modo spesso tanto più accentuato quanto più si differenzia un tessuto, le mitosi danno origine a cellule diversamente vecchie nei riguardi del loro potere prospettico, e che quindi sono asimmetriche. L'asimmetria della mitosi è l'espressione visibile sul piano cellulare dello stabilirsi di gradienti fisiologici nella cellula madre, di ineguaglianze distributive di materiali nutritivi, *fra i quali quelli indispensabili per la sintesi degli acidi nucleinici*, della formazione polare di citoplasma più denso e cromofilo per una più attiva capacità di sintesi ».

BIBLIOGRAFIA

Avanzi M. G., 1950. — *Osservazioni sul ciclo nucleolare in Cassia acutifolia Delile*. Caryologia, **3**: 200-203.

Bajer A., 1953. — *Observations on spindle structure and persisting nucleoli*. Acta Soc. Bot. Poloniae, **22**: 653-666.

Barber H. N., 1957. — *Polyploidy in the Psilotales*. Proc. Linn. Soc. New South Wales, **82**: 201-208.

BATTAGLIA E., 1951. — *Accorgimenti nella tecnica citologica relativa alla reazione di Feulgen.* Caryologia, **3**: 381-383.

—, 1957*a*. — *A new « 5 minutes fixation » in chromosome analysis.* Caryologia, **9**: 368-369.

—, 1957*b*. — *Conservazione in frigorifero dei preparati temporanei, lutati, di materiale colorato secondo il metodo Feulgen.* Caryologia, **10**: 159-160.

BERNHARD W., 1958. — *Ultrastructural aspects of nucleo-cytoplasmic relationship.* Exper. Cell Research, Suppl. **6**: 17-50.

BERNHARD W., BAUER A., GROPP A., HAGUENAU F. et OBERLING CH., 1955. — *L'ultrastructure du nucléole de cellules normales et cancéreuses. Étude au microscope électronique.* Exper. Cell Research, **9**: 88-100.

BERNHARD W., HAGUENAU F. et OBERLING CH., 1952. — *L'ultrastructure du nucléole de quelques cellules animales, revelée par le microscope électronique.* Experientia, **8**: 58-59.

VON BERTALANFFY L. and BICKIS I., 1956. — Journ. Histochem. Cytochem., **4**: 481. *Citato in*: VON BERTALANFFY, MASIN and MASIN 1956.

VON BERTALANFFY L., MASIN F. and MASIN M., 1956. — *Use of acridine-orange fluorescence technique in exfoliative cytology.* Science, **124**: 1024-1025.

BIERHORST D. W., 1953. — *Structure and development of the gametophyte of Psilotum nudum.* Am. Journ. Bot., **40**: 649-658.

—, 1958. — *Systematic changes in the shoot apex of Psilotum.* Bull. Torrey Bot. Club, **85**: 231-241.

BOLOGNARI A., 1958. — *Caratteri ultrastrutturali dell'apparato nucleolare degli ovociti di Patella coerulea L. durante il loro accrescimento.* Atti Soc. Pelorit. Sci. Fis. Mat. Nat., **4**: 367-371.

BORYSKO E. and BANG F. B., 1951. — *Structure of the nucleolus as revealed by the electron microscope. A preliminary report.* Bull. Johns Hopkins Hosp., **89**: 468-473.

BRACHET J., 1942. — *Localisation des acides pentosenucléiques dans les tissues animaux et les oeufs d'Amphibiens en voie de développement.* Arch. de Biol., **53**: 207-257.

—, 1947. — *Embryologie chimique.* Desoer-Masson, Liege-Paris.

—, 1952. — *Le rôle des acides nucléiques dans la vie de la cellule et de l'embryon.* Desoer-Masson, Liege-Paris.

—, 1953. — *The use of basic dyes and ribonuclease for the cytochemical detection of ribonucleic acid.* Quat. Journ. Micr. Sci., **94**: 1-10.

—, 1955. — *The biological role of the pentose nucleic acids.* In: « The nucleic acids » edito a cura di E. Chargaff e J. N. Davidson, **2**: 475-519.

—, 1956. — *Les facteurs d'activation et d'inhibition de la synthèse des protéines.* In: « Les facteurs de la croissance cellulaire; activation et inhibition » edito a cura di J. A. Thomas, pagg. 1-38, Masson, Paris.

—, 1957*a*. — *Autoreproduction des principaux constituants de la cellule animale.* In:

« Mécanismes d'autoreproduction » edito a cura di J. A. Thomas, pagg. 1-29, Masson, Paris.

—, 1957*b*. — *Biochemical cytology*. Academic Press, New York.

—, 1958. — *Le rôle de l'acide ribonucléique dans la cellule*. Bull. Soc. Chimie Biol., **40**: 1387-1416.

Brachet J. et Ledoux L., 1955. — *L'action de la ribonucléase sur la division des oeufs d'Amphibiens*. Exper. Cell Research, Suppl., **3**: 27-36.

Butenandt A., 1952. — *Meccanismo d'azione dei fattori ereditari*. Endeavour, **11**: 188-192.

Caspersson T., 1941. — *Studien über den Eiweissumsatz der zelle*. Naturwissenschaften, **29**: 33-43.

—, 1950. — *Cell growth and cell function. A cytochemical study*. Norton, New York.

Cattorini P. E., 1924. — *La questione del centrosoma e della sua presenza nelle cellule delle Fanerogame Angiosperme*. Pagg. 138, Arti Grafiche, Monza.

Chèvremont M., Chèvremont-Comhaire S. et Firket H., 1956. — *Étude de l'action de la Ribonucléase sur des cellules vivantes cultivées in vitro et en particulier de ses effects sur la mitose*. Arch. de Biol., **67**: 635-654.

Chiarugi A., 1952. — *Il fondamento anatomico dell'accrescimento dei metafiti*. Accad. Naz. Lincei, « Problemi attuali di Scienza e Coltura », Quaderno **28**: 172-252.

—, 1954. — *La poliploidia somatica nelle piante*. Caryologia, suppl. al **6**: 488-520. Atti 9° Congr. Intern. Genetica, Bellagio, 1953.

—, 1959. — *L'evoluzione del sistema genetico a livello sopraspecifico*. Simposio « Evoluzione e Genetica », Accad. Naz. Lincei, Aprile 1959, Roma (*in corso di stampa*).

—, 1960. — *Tavole cromosomiche delle Pteridophyta*. Caryologia, **13**: 27-150.

D'Amato F., 1946. — *Osservazioni critiche su alcuni metodi d'impiego della reazione nucleale in citologia vegetale*. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., **53**: 657-668.

D'Amato-Avanzi M. G., 1952. — *Nuove osservazioni sulla persistenza del nucleolo durante la mitosi nel genere Cassia*. Caryologia, **5**: 133-135.

Dangeard P., 1947. — *Cytologie végétale et Cytologie générale*. Lechevalier, Paris.

Dawson I. M., Hossack J. and Wyburn G. M., 1955. — Proc. Roy. Soc., **144 B**: 132. *Citato in*: Brachet 1957*b*.

Denues A.R.T. and Mottram F. C., 1955. — *Note on nucleolonemata in human cultured cells*. Journ. Bioph. Biochem. Cytol., **1**: 185-186.

von Derschau M., 1914. — *Zur Chromatindualismus der Pflanzezelle*. Arch. f. Zellforsch., **12**. *Citato in*: Gerola 1952.

Du Bois A. M., Turian G. et Gonet A., 1957. — *Recherches sur l'action mitostatique de l'acide borique dans le méristème radiculaire d'Allium cepa L.* Caryologia, **10**: 102-110.

Estable C. y Sotelo J. R., 1951. — *Una nueva estructura celular: el nucleolonema*. Publ. Instit. de Investigaciones de Ciencias Biológicas, **1**: 105-126.

—, 1954. — *The behaviour of the nucleolonema during mitosis.* In: « Symposium on fine structure of cells », pagg. 170-190, Noordhoff, Groningen, 1955.

Gaulden M. E. and Perry R. P., 1958. — *Influence of the nucleolus on mitosis as revealed by ultraviolet microbeam irradiation.* Proc. Nat. Acad. Sci., **44**: 553-559.

Gerola F. M., 1950. — *Il metabolismo proteico nel processo fecondativo e nella embriogenesi delle Angiosperme.* Comment. Pont. Acad. Scient., **14**: 1-96.

—, 1952. — *Determinazioni cariometriche e citochimiche durante la profase della mitosi e della meiosi nelle angiosperme.* Atti Acc. Naz. Lincei, Memorie, Ser. VIII, **3**: 167-205.

Gori C., 1951. — *Persistenza del nucleolo durante la mitosi in Reseda odorata L.* Caryologia, **3**: 294-298.

—, 1954. — *Osservazioni sul cariogramma e sul ciclo nucleolare in Centaurea cineraria L.* Caryologia, **6**: 241-246.

—, 1956. — *Persistenza nucleolare durante la mitosi nel genere Reseda.* Caryologia, **9**: 54-55.

Gray L. H. and Scholes M. E., 1951. — Brit. Journ. Radiol., **34**. *Citato in*: Hughes 1952.

Grun P., 1956. — *Changes during interphase in nucleic acid and protein content of Tradescantia root tip nuclei.* Exper. Cell Research, **10**: 29-39. *Citato in*: Stern 1959.

Guignard L., 1894. — *Sur l'origine des sphères directrices.* Journ. de Bot., **8**: 241-249 e 257-264.

Guilliermond A., Mangenot G. et Plantefol L., 1933. — *Traité de cytologie végétale.* Librairie Le François, Paris.

Hoffman-Berling H., 1954. — *Die Bedeutung des Adenosine Triphosphate für die Zell- und Kernsteilungsbewegungen in der Anaphase.* Biochim. Biophys. Acta, **15**: 226-236. *Citato in*: Stern 1959.

Hughes A., 1952. — *The mitotic cycle.* Butterworths Scientific Publ., London.

Jacobson W. and Webb M., 1952. — *The two types of nucleoprotein during mitosis.* Exper. Cell Research, **3**: 163-183. *Citato in*: Stern 1959.

Karsten G. C., 1893. — *Über Beziehungen der Nucleolen zu der Centrosomen bei Psilotum triquetrum.* Ber. Deut. Bot. Gesell., **11**: 555-562.

Kaufmann B. P. and Das N. K., 1954. — *Production of mitotic abnormalities by ribonuclease.* Proc. Nat. Acad. Sci., **40**: 1052-1056.

Laughlin H. H., 1919. — *Duration of the several mitotic stages in the dividing root-tip cells of the common onion.* Publicat. Carnegie Inst. Washington, Vol. 265, 48 pagg. *Citato in*: Tischler 1942 e *in* Hughes 1952.

Ledoux L., Le Clerc J. and Vanderhaeghe F., 1954. — *Influence of ribonuclease on the division of Amphibian eggs.* Nature, **174**: 793-795.

Lettré R., 1954. — *Observations on the behavior of the nucleolus of cells in vitro.* In: « Symposium on fine structure of cells », pagg. 141-150, Noordhoff, Groningen, 1955.

LISON L., 1953. — *Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes.* Gauthier-Villars Ed., Paris.

MANTON I., 1942. — *A note on the cytology of Psilotum with special reference to vascular prothalli from Rangitoto Island.* Ann. of Bot., n. s., **6**: 283-292.

—, 1950. — *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta.* University Press, Cambridge.

MAZIA D., 1955. — *The organization of the mitotic apparatus.* Symposia Soc. Exper. Biol., **9**: 335-357.

—, 1957. — *Some problems in the chemistry of mitosis.* In: « A symposium on the chemical basis of heredity » edito a cura di Mc Elroy W. D. e Glass B., pagg. 169-185, J. Hopkins Press, Baltimora.

—, 1958. — *Cell division.* In: « The Harvey lectures », ser. **52**: 130-170, Academic Press, New York, 1959.

—, 1959. — *The rôle of thiol groups in the structure and function of the mitotic apparatus.* In: « Sulfur in Proteins » edito a cura di Benesch A. *et al.*, pagg. 267-389, Academic Press, New York.

MEYER C. I., 1928. — (*In russo*) Titolo del « resumé »: *Développement du sporange chez le Psilotum triquetrum Sw.* Bull. Soc. Sci. Nat. Moscou, **37**: 52-64.

MONTALENTI G., 1949. — *Il metabolismo degli acidi nucleici nei suoi rapporti con l'attività della cellula.* Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim., **25**: 552-572.

NINAN C. A., 1956. — *Cytology of Psilotum nudum (L.) Beauv.* (*P. triquetrum Sw.*). La Cellule, **57**: 307-318.

OKABE S., 1929. — *Ueber eine tetraploide Gartenrasse von Psilotum nudum Palisot de Beauvois (P. triquetrum Sw.) und die tripolige kernteilung in ihren Sporenmutterzellen.* Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univ., IV Ser., **4**: 373-380.

OVEREND W. G. e PEACOCKE A. R., 1957. — *La base molecolare dell'eredità.* Endeavour, **16**: 90-98.

PAMPALONI L., 1904. — *I fenomeni cariocinetici nelle cellule meristemali degli apici vegetativi di Psilotum triquetrum.* Annali di Bot., **1**: 75-84.

POLLISTER A. W. and LEUCHTENBERGER C., 1949. — Nature, **163**: 360. *Citato in*: VINCENT 1954*b*.

RICH A. and DAVIES D. R., 1956. — Journ. Amer. Chem. Soc., **78**: 3548. *Citato in*: OVEREND e PEACOCKE 1957.

ROSEN F., 1896. — *Beiträge zur kenntniss der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben.* Cohns Beitr. z. Biol. Pflanz., **7**: 225-313.

SEMMENS C. S., 1943. — *Nucleolar stain and nucleal reaction.* Bot. Gaz., **104**: 645-649.

SEMMENS C. S. and BHADURI P. N., 1939. — *A technic for differential staining of nucleoli and chromosomes.* Stain Techn., **14**: 1-6.

—, 1941. — *Staining the nucleolus.* Stain Techn., **16**: 119-120.

Shimamura T. and Ota T., 1956. — *Cytochemical studies of the mitotic spindle and phragmoplasts of plant cells.* Exper. Cell Research, **11**: 346-361. *Citato in*: Stern 1959.

Stanley W. M., 1957. — *The potential significance of nucleic acids and nucleoproteins of specific composition in malignancy.* Texas Rep. Biol. Med., **15**: 796-810. *Citato in*: Stern 1959.

Stern H., 1959. — *Mitosis and metabolic organization.* Bot. Rev., **25**: 351-384.

Stich H., 1951. — *Das Vorkommen von Ribonukleinsäure in Kernsaft und Spindel sich teilender Kerne von Cyclops strenuus.* Z. Naturforsch., **6 b**: 259-261. *Citato in*: Brachet 1957*a*, 1957*b*.

—, 1954. — *Stoffe und Strömungen in der Spindel von Cyclops strenuus.* Chromosoma, **6**: 199-236. *Citato in*: Stern 1959.

Tischler G., 1942. — *Allgemeine Pflanzenkaryologie. 2 Hälfte: Kernteilung und Kernverschmelzung.* Handbuch der Pflanzenanat. **2**.

Tjio J. H., 1948. — *Notes on nuclear conditions in Ceiba pentandra.* Hereditas, **34**: 204-208.

Tramezzani J. H. et Valeri V., 1955. — *Modifications intranucléolaires durant l'activité cellulaire.* Simp. sobre Secreçao Celular, pagg. 68-81, Belo Horizonte.

Vannini E., 1954. — *Il nucleolo nella vita della cellula.* Boll. di Zool., **21**: 649-708.

Vincent W. S., 1954*a*. — Biol. Bull., **107**: 290. *Citato in*: Vincent 1954*b*.

—, 1954*b*. — *Structure and chemistry of nucleoli.* Intern. Review of Cytology, **4**: 269-298.

Vitagliano G. e De Nicola M., 1948. — Nature, **162**: 965. *Citato in*: Montalenti 1949.

Wada B., 1950. — *The mechanism of mitosis based on studies of the submicroscopic structure and of the living state of the « Tradescantia » cell.* Cytologia, **16**: 1-26.

—, 1955. — *Some problems on the mitotic figures studied in the living cell.* Caryologia, **7**: 389-403.

Wager H., 1904. — *The nucleolus and nuclear division in the root-apex of Phaseolus.* Ann. of Bot., **18**: 29-55.

Watson M. L., 1954. — Biochim. et Biophys. Acta, **15**: 475. *Citato in*: Brachet 1957*b*.

—, 1955. Journ. Biophys. Biochem. Cytol., **1**: 257. *Citato in*: Brachet 1957*b* e in Bernhard 1958.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE XL-XLIII

Tavola XL

Fig. 1. — Esemplare di *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α », coltivato nell'Orto Botanico di Firenze.

Fig. 2. — Esemplari di *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma β », che vivono ospiti nel vaso di un *Astrocaryum mexicanum* Liebm., coltivato nell'Orto Botanico di Firenze.

TAVOLA XLI

Figg. 3, 4. — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α ». Piastre metafasiche della divisione eterotipica di due cellule madri delle spore in meiosi. Accanto a dei bivalenti, sono visibili anche dei trivalenti e degli univalenti. Striscio al carminio acetico. Ingrandimento: × 1250 ca.

TAVOLE XLII e XLIII

Le microfotografie mostrano vari stadi mitotici rinvenuti nelle zone meristematiche di apici vegetativi di *Psilotum nudum* (L.) Beauv. « forma α ». Fissativi usati: miscela alcoolformolacetica e Carnoy. Nelle didascalie delle figure sono state considerate solo le caratteristiche più rimarchevoli; per maggiori dettagli vedere nel testo. Ingrandimento: Tav. XLII, × 1000 ca.; Tav. XLIII, × 1500 ca.

Fig. 5. — Profase precoce. Cominciano ad essere evidenti le cappe polari, progressivamente infarcite di ARN. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim (verde metile-pironina).

Fig. 6. — Profase media. Evidente l'apparato fusale in via di formazione, ricco di ARN. È visibile un nucleolo alveolato. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 7. — Metafase. La zona del fuso appare ricca di ARN. È visibile un nucleolo piriforme alveolato, molto vicino ai cromosomi. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 8. — Metafase. Evidente un grosso nucleolo in dissolvimento alla sinistra dei cromosomi. Piccole zolle di materiale nucleolare sulla destra. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 9. — Metafase. Nucleolo perfettamente conservato alla destra dei cromosomi. Colorazione con bleu di toluidina, eseguita su preparato pretrattato con RNasi.

Fig. 10. — Metafase. Nucleolo perfettamente conservato sulla destra rispetto ai cromosomi; materiale nucleolare in dissolvimento nel citoplasma sulla sinistra. Colorazione: metodo Semmens-Bhaduri (Feulgen-verde luce).

Fig. 11. — A sinistra, metafase con un nucleolo persistente ottimamente conservato; a destra, in basso, è visibile, in parte, una telofase precoce con un nucleolo persistente. Colorazione: metodo Semmens-Bhaduri.

Fig. 12. — Anafase. Sulla sinistra, nucleoli in disfacimento. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 13. — Anafase. Evidente una grande quantità di ARN nella zona dell'apparato fusale. In basso, un nucleolo persistente nel citoplasma. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 14. — Sulla sinistra, anafase con due nucleoli persistenti ben conservati; sulla destra, in basso, anafase precoce con nucleolo in dissolvimento. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 15. — Anafase. Alla destra dei cromosomi è visibile un nucleolo ben conservato con evidenti inclusi. Colorazione: metodo Semmens-Bhaduri.

Fig. 16. — Telofase precoce. A sinistra, nucleolo persistente ben conservato, situato fuori della zona fusale. Alla periferia del fuso, fra i due gruppi dei cromosomi, è visibile materiale nucleolare in via di dissolvimento. Colorazione: metodo Semmens-Bhaduri.

Fig. 17. — Telofase precoce. Sulla destra, immediatamente vicino all'aggruppamento dei cromosomi, è visibile, anche se scarsamente, un nucleolo persistente. Colorazione con bleu di toluidina.

Fig. 18. — Telofase media. Nucleolo in dissolvimento alla destra dei nuclei in formazione. All'equatore della zona fusale, ricca di ARN, è evidente la lamella mediana. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 19. — Telofase media. Nucleolo persistente, ben conservato, a sinistra; altro nucleolo, in via di dissolvimento, a destra, molto vicino al nucleo in formazione. Visibili, nella zona del fuso, zolle pironinofile dal contorno irregolare. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 20. — Zona meristematica particolarmente ricca di ARN. In basso, telofase media con fuso molto ricco di ARN. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 21. — Telofase media. Zolle pironinofile irregolari sulla destra e sulla sinistra dei due nuclei figli. Molto evidente la lamella mediana. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 22. — Telofase tardiva. Entro i nuclei sono visibili alcuni nucleoli di neoformazione. Nelle zone del fuso sono evidentissimi gli ammassi irregolari di materiale pironinofilo (ARN). Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 23. — Profase precoce. In uno dei nucleoli sono evidenti degli inclusi. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 24. — Profase media. Visibile il fuso in via di formazione, ricco di ARN. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 25. — Metafase. Notare la grande quantità di ARN presente nella zona fusale. A sinistra dei cromosomi, è individuabile un nucleolo persistente; a destra, altro nucleolo con incluso. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim (le cellule appaiono un po' coartate per difetto di fissaggio.

Fig. 26. — Anafase. Nucleoli persistenti variamente conservati nella zona del fuso. In alto, vicino ai cromosomi ma fuori del fuso, un nucleolo persistente ben conservato. Colorazione: metodo Semmens-Bhaduri.

Fig. 27. — Anafase. Nucleolo in dissolvimento alla sinistra dei cromosomi. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 28. — Telofase precoce. Sono presenti grandi quantità di ARN, specialmente a sinistra della cellula. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim (le cellule appaiono coartate per difetto di fissaggio).

Fig. 29. — Telofase media. La pironinofilia appare più o meno accentuata a seconda delle zone del citoplasma. Individuabile la lamella mediana. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

Fig. 30. — Telofase media. Sono molto evidenti degli ammassi irregolari di materiale pironinofilo, specialmente sulla sinistra. Ben manifesta la membrana intercellulare in via di formazione. Colorazione: metodo Unna-Pappenhaim.

SUMMARY

The persistence of the nucleoli during mitosis has been studied in two specimens of *Psilotum nudum* (L.) Beauv. These specimens, cultivated in the Botanical garden of Florence, differ for some morphological characters although they are both triploid ($2n$ = c. 156). Besides the techniques to show out the nucleoli, histochemical methods have been used for studying the behaviour of ARN during mitosis.

At prometaphase, when the nuclear membrane disappears, some nucleoli generally dissolve completely in the cytoplasm, whilst others persist more or less intact. During the other mitotic phases the cytoplasm of well preserved nucleoli gradually becomes less frequent. Nucleoli and nucleolar material can rarely be observed in the last stages of telophase.

Taking into consideration some recent research in this field among which are of fundamental importance those of Gaulden and Perry (irradiation with an ultraviolet microbeam at high intensity of one nucleolus of neuroblasts of the grasshopper, at different stages of cellular life), a tentative interpretation of the causes which might lead to the persistence of the nucleolus in *Psilotum nudum* is proposed.

Starting from the supposition that in the nucleolus (perhaps in the nucleolonema) might be located two different ribonucleic unities, analogous to the chromosomic genes, which would supervise the principal vital activities of the cell, the hypothesis is formulated that the mitotic phenomenon is initiated by these unities, being afterwards by them controlled, at least in the greatest part. In this way every living species would have its own peculiar ribonucleic nucleolar set. (The possibility that phenomena of mutation, either spontaneous or artificial, in the ribonucleic nucleolar genes might be involved in the sudden change from a normal to a tumoral cell should not be discarded in researches with up to date techniques).

In *Psilotum nudum* the ribonucleic nucleolar set of genes has probably not reached a great perfection, therefore the preparation of the mitotic mouvement is very laborious and consequently the interphasic period characteristic of meristematic cells rather long — very few cells in mitosis are to be found in the vegetative apices of *Psilotum nudum* —; in such conditions the processes of synthesis would be carried on for a long time with resulting remarkable cellular growth; the nucleoli too gain much in size and are particularly enriched of proteins under the action of the ARN, which is present in considerable amount. This high ARN content should be correlated both with the high chromosomic number and with the length of the interphase, which protracts the synthesis of the ARN. Therefore at the beginning of the mitotic process, the nucleoli because of their size could not disappear completely when the nuclear membrane dissolves and they remain more or less intact in the cytoplasm.

During mitosis great quantities of ARN are detected in the spindle area. The possible significance of this nucleic acid in mitosis is afterwards discussed. It has been clearly detected an unequal distribution of ARN in the two daughter cells (Table XLIII, figs. 28, 29) with resulting different perspecting power. The possibility of such a cellular anisodicotomy taking place in animal and plant cells in division should be borne in mind even if it is rather difficult to detect. In *Psilotum nudum* this phenomenon has appeared quite evident because of the great quantities of ARN in the meristematic cells.

RIASSUNTO

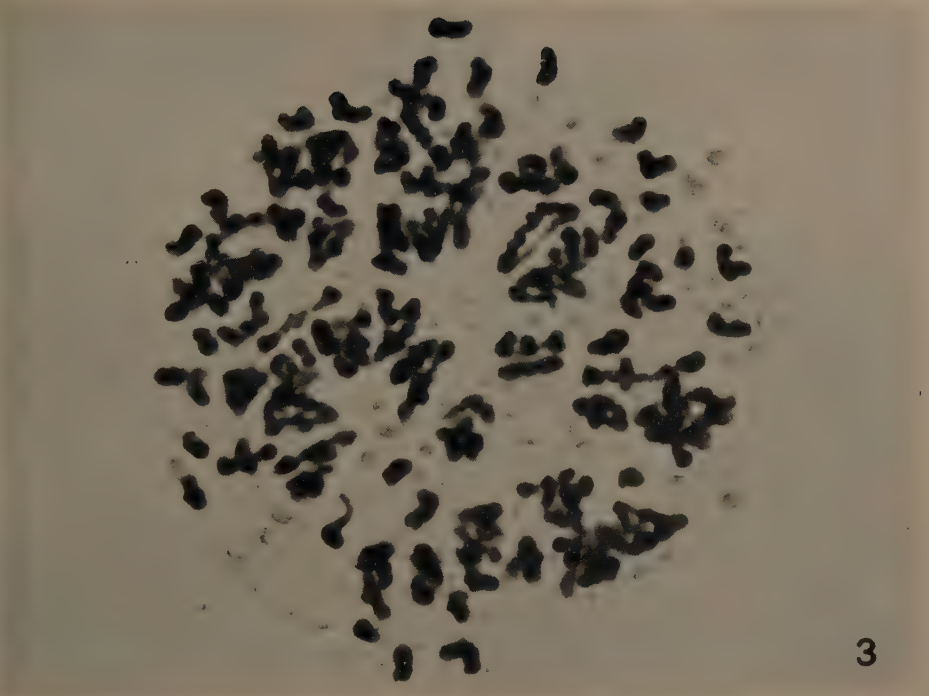
In due esemplari di *Psilotum nudum* (L.) Beauv. è stato studiato il fenomeno della persistenza nucleolare durante la mitosi. Questi esemplari, coltivati nell'Orto Botanico di Firenze, differiscono per alcune caratteristiche morfologiche ma, all'analisi cariologica, si sono rivelati essere ambedue triploidi, con $2n$ = ca. 156.

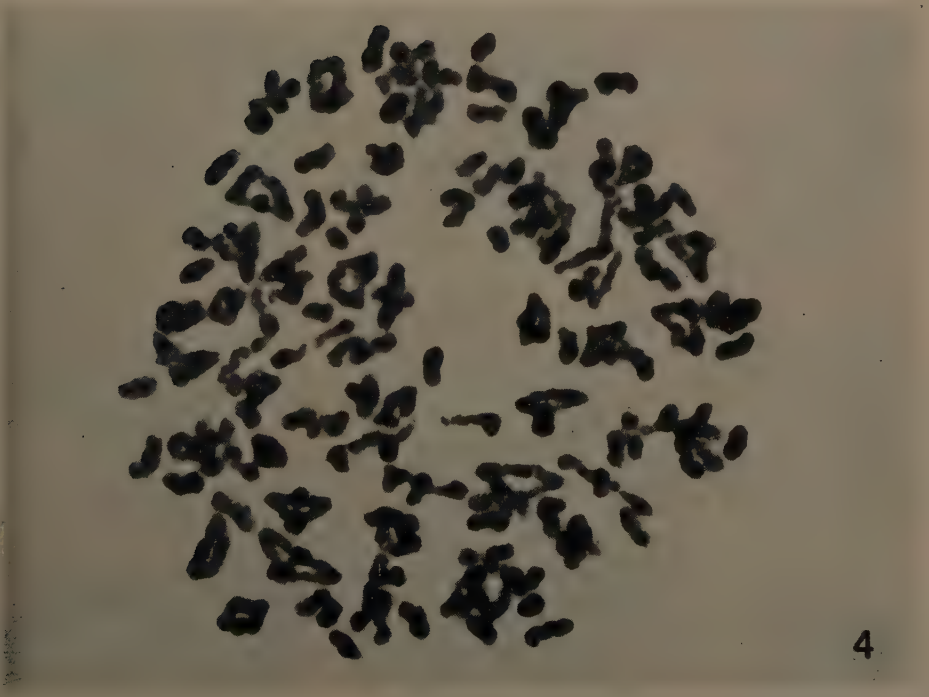
Accanto a metodi atti ad evidenziare i nucleoli, sono state impiegate tecniche istochimiche allo scopo d'indagare sul comportamento dell'ARN durante le mitosi.

Alla prometafase, quando scompare la membrana nucleare, di regola alcuni nucleoli si dissolvono completamente nel citoplasma; altri invece, vi persistono più o meno intatti. Durante le successive tappe mitotiche i processi di dissolvimento a carico dei nucleoli persistenti continuano, e i nucleoli ben conservati nel citoplasma vanno facendosi progressivamente meno frequenti. Nella telofase tardiva poi, rarissimamente si rinvengono nucleoli e materiali ancora persistenti.

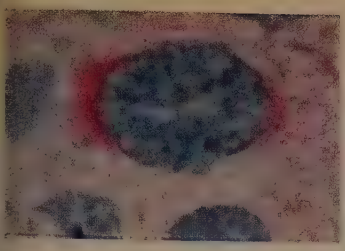
Alla luce di recenti ricerche di altri AA., fra cui fondamentali quelle di Gaulden e Perry (irradiazione con micropannelli di raggi ultravioletti ad alta intensità di un nucleolo in neuroblasti di cavalletta, in momenti diversi della vita cellulare), viene

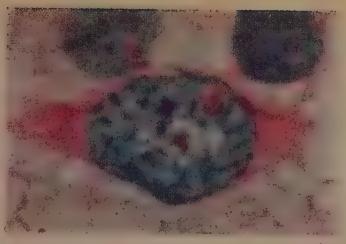
F. FABBRI — Contributo per l'interpretazione della persistenza nucleolare durante la mitosi in *Psilotum nudum* (L.) Beauv.



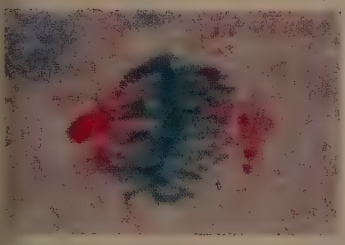


F. FABBRI — Contributo per l'interpretazione della persistenza nucleolare durante la mitosi in *Psilotum nudum* (L.) Beauv.

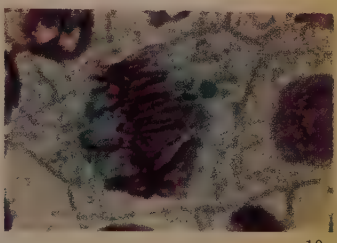

5

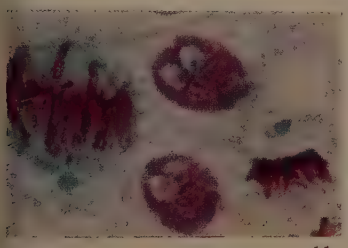

6

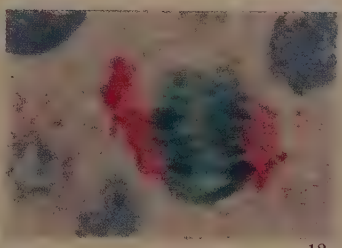
7

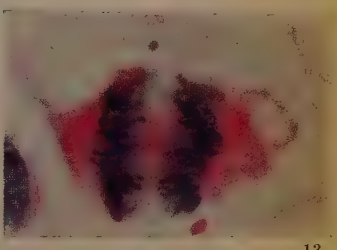

8

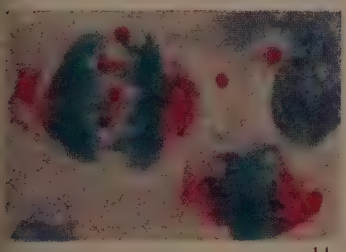
9

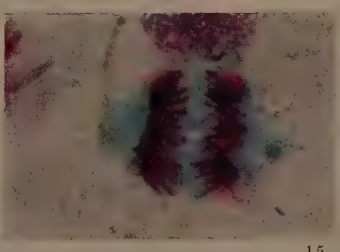

10

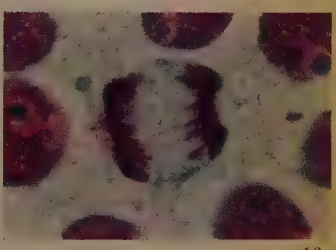

11


12


13


14

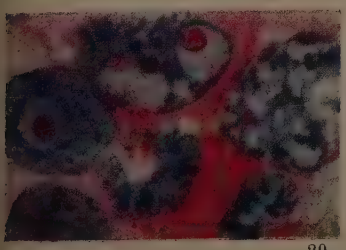

15

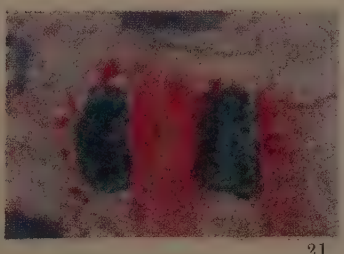

16

17

18

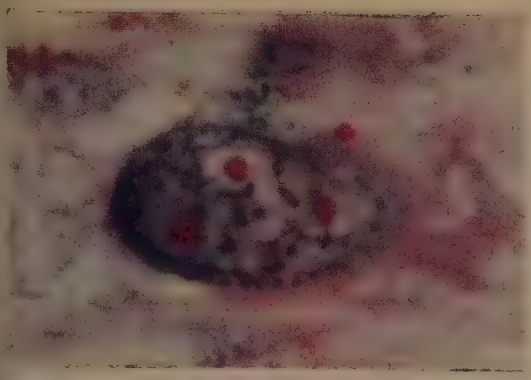
19


20

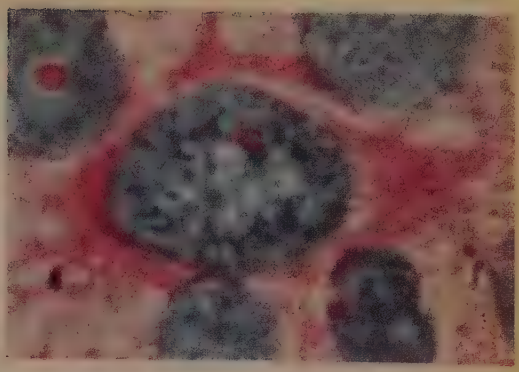

21

22

F. Fabbri — Contributo per l'interpretazione della persistenza nucleolare durante la mitosi in *Psilotum nudum* (L.) Beauv.



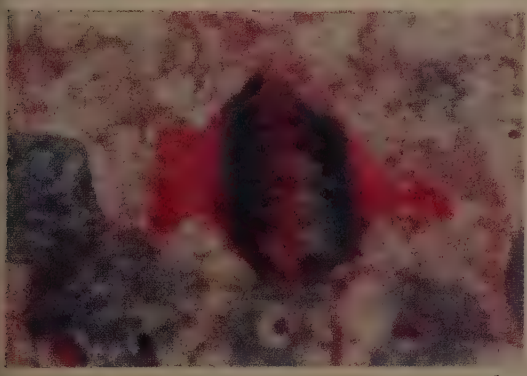
23



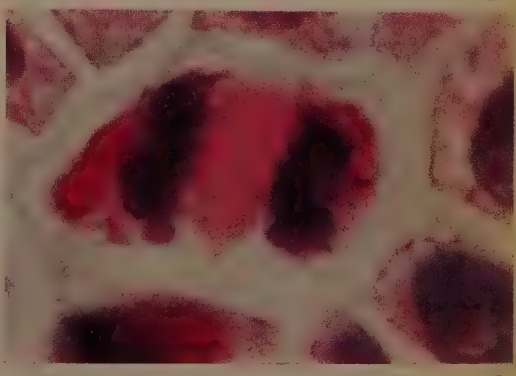
24

25

26

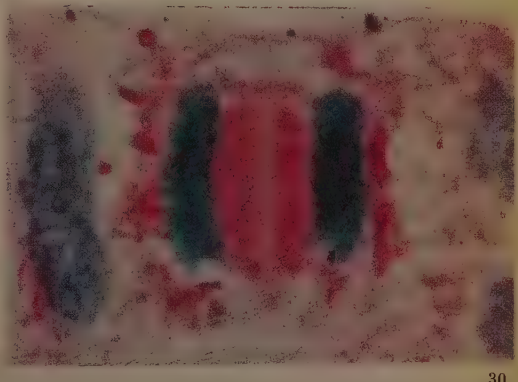


27



28

29



30

F. FABBRI — Contributo per l'interpretazione della persistenza nucleolare durante la mitosi in *Psilotum nudum* (L.) Beauv.

prospettato un primo tentativo d'interpretazione del fenomeno della persistenza nucleolare durante la mitosi in *Psilotum nudum*.

Viene poi discusso sul significato delle grandi quantità di ARN che sono evidenziabili nell'apparato fusale. È stata riscontrata una ripartizione ineguale dell'ARN fra le due cellule figlie, per cui esse verrebbero ad avere diverso potere prospettico. Tale anisodicotomia, dal punto di vista della ripartizione dell'ARN, si realizzerebbe in tutte le cellule in divisione, sia animali sia vegetali, anche se molto difficilmente potrà essere valutata al microscopio. In *Psilotum nudum* invece, il fenomeno è apparso evidente a causa delle grandi quantità di ARN presenti nelle cellule meristematiche.

UN SONETTO DI BENEDETTO VARCHI IN ONORE DI LUCA GHINI

La lettura dei Sonetti di Benedetto Varchi (1) ci ha riservato la gradita sorpresa d'incontrare, fra le molte composizioni poetiche che l'illustre umanista fiorentino dedicò alle figure più autorevoli del primo Cinquecento — letterati, artisti e musici — anche una chiara attestazione di stima nei riguardi di uno dei grandi pionieri della Botanica: Luca Ghini.

Poichè, in fondo, questo fascicolo di « Caryologia » vuol essere un affettuoso omaggio alla memoria di Alberto Chiarugi, e dato che Egli — che tanto teneva a mettere in luce notizie biografiche dei grandi Scienziati del passato — ha lasciato un importante profilo del Botanico cinquecentesco (2), ci è sembrato opportuno, e anche di un certo interesse, pubblicare integralmente il sonetto del Varchi.

Di un certo interesse, perchè la testimonianza coeva dell'Accademico fiorentino, confermando la supposizione del Chiarugi (3), porta un positivo contributo a vantaggio di una maggiore conoscenza dell'apprezzata opera professionale svolta dal Ghini, parallelamente all'opera notevolissima di Ricercatore e Maestro.

FERNANDO FABBRI

A MAESTRO LUCA GHINI

Ghino, che di salubri erbe e di fiori
Non pure al buono accoglitor del quale,
Ma quasi a Febo e al suo gran figlio eguale,
Tanti ne date al mondo e tai liquori,

Che l'alme spesso poco men che fuori,
Tornano ai corpi unite, e 'l lor fatale
Corso vincon di molto, onde immortale
Pregio ven segue e sempiterni onori:

Or che i raggi del sol più dritti e gravi
Fendon la terra, e par che 'l cielo avvampi,
Perchè bramar vi fate indarno ancora?

Qui dove e i boschi e i colli e i fiumi e i campi
V'aspettan lieti, e vi chiamano ognora
Fior, fronde, erbe, ombre, antri, onde, aure soavi.

(1) Benedetto Varchi (Firenze, 1503-1565), insigne letterato e poeta, Accademico fiorentino, pubblicò questo sonetto a pag. 120 della prima parte dell'Opera: *De Sonetti di M. Benedetto Varchi.* In Fiorenza apresso M. Lorenzo Torrentino, 1555.

Modernamente tutte le opere del Varchi sono state edite a Milano nel 1834; quindi, per il nostro sonetto, vedi a pag. 507 del 1° Volume di: *Le Opere di Benedetto Varchi con le lettere di Gio. Batista Busini.* Per Niccolò Bettoni e Comp., Milano, 1834.

(2) CHIARUGI A., *Nel quarto centenario della morte di Luca Ghini - 1490-1556.* Webbia, **13**: 1-14, 1957.

(3) A pag. 1 della suddetta Commemorazione, il Chiarugi scrive: « (Luca Ghini) Fu medico e botanico ad un tempo: come medico di lui ben poco sappiamo per quanto la sua opera professionale, sorretta da una vastissima cultura, debba essere stata molto apprezzata a giudicare dagli insegnamenti di medicina pratica che gli furono affidati nell'Ateneo bolognese appena laureato, dal 1527 al 1536, e poi nel 1555-56, fino alla morte ».

NOTICE TO AUTHORS

CARYOLOGIA is a periodical devoted to the publication of original research in plant and animal cytology, cytosystematics and genetics. One volume, of about 450-500 pages, is issued yearly and it consists of three numbers (*Subscription rate: Lit. 4800 a year*).

Papers, subscriptions, correspondence with reference to editorial matters should be addressed to the Associate Director, Dr. Fernando Fabbri, "Caryologia", Via Lamarmora, 4 - Firenze, Italy.

MANUSCRIPT - Contributions in Italian, English and French are accepted; they should be typewritten and in complete and final form for publication.

The name of the Authors referred to in the Manuscript should be written in capitals and should be followed by the year, in parenthesis, in which the paper was published. Papers referred to in the Manuscript should be listed on a separate page, which follows the main text and before the explanation of the plates. English and Italian summaries should complete the paper.

LITERATURE CITED - The references should be arranged in alphabetical order according to the following style for punctuation and order of listing:

BRACHET J., 1957. — Biochemical cytology. Academic Press, New York.

CHIARUGI A., 1933a. — La cariologia e le sue applicazioni a problemi di botanica. Atti Soc. Ital. Progr. Sci., 8: 55-92.

—, 1933b. — Osservazioni cariologiche e sistematiche sui generi Kernera e Rhizobotrya (Cruciferae-Thlaspidinae). Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., 40: 63-75.

TABLES AND FIGURES - In preparing tables and figures for publication the size of the printed page, mm. 120 × 180, should be kept in mind. The figure legends should be submitted on a separate page. Photographs for plates should be carefully mounted on cardboard and the progressive number placed at the lower right angle of each photograph.

PROOFS - The first proofs submitted are sent for corrections to the Author, who should limit to the maximum any alteration of the text. If necessary, the Editorial Secretary will forward also the second proofs, in which only the printer's errors should be corrected.

REPRINTS - The Authors will be furnished, free of charge, with 50 reprints without covers. Additional reprints may be obtained at cost and the order should be written on the proofs.

Authors are responsible for the content and style of their contributions.

Dr. FERNANDO FABBRI *Condirettore responsabile* - Industria Tipografica Fiorentina - Firenze
Decreto del Tribunale di Firenze n. 478 in data 13 luglio 1951

CARYOLOGIA, Vol. 13, n. 1, 1960

INDICE

Premessa . . . . . pp. 1

Elenco delle pubblicazioni di Alberto Chiarugi . . . . . » 2- 14

Indici dei Volumi di Caryologia pubblicati sotto la direzione di Alberto Chiarugi . . . . . » 15- 25

CHIARUGI ALBERTO — Tavole cromosomiche delle Pteridophyta . » 27-150

MAUGINI ELENA — Ricerche sulla citogeografia e sulla tassonomia dell'*Urginea maritima* Bak. (con 1 figura nel testo) . . . » 151-163

GEROLA F. M., CRISTOFORI F. e DASSÙ G. — Ricerche sullo sviluppo dei cloroplasti di Pisello (*Pisum sativum* L.) I: Sviluppo dei cloroplasti in piantine cresciute in condizioni di normale alternarsi di luce e di buio (con Tavole I-XI) . . . . . » 164-178

GEROLA F. M., CRISTOFORI F. e DASSÙ G. — Ricerche sullo sviluppo dei cloroplasti di Pisello (*Pisum sativum* L.) II: Sviluppo dei cloroplasti in piantine eziolate e loro modificazioni durante il successivo inverdimento (con Tavole XII-XXXII) . . . » 179-197

MATTHEY ROBERT — Chromosomes, hétêrochromosomes et cytologie comparée des Cricetinae Paléarctiques (Rodentia) (avec 36 figures dans le texte) . . . . . » 199-223

MESSERI ENRICO — Considerazioni sulla espressione fenotipica del colore degli occhi in Sicilia e in Toscana (con 6 figure nel testo) » 224-239

ATSMON DAN and FEINBRUN NAOMI — Chromosome counts in Israeli Cistaceae (with Plate XXXIII) . . . . . » 240-246

RANZOLI FULVIO — Ricerche sul comportamento del nucleolo negli ovociti di *Phallusia mamillata* (CUV.) (con Tavole XXXIV-XXXV e 5 figure nel testo) . . . . . » 247-273

VERMA S. C. — Enucleate spores in *Isoetes coromandelina* L. (with Plate XXXVI and 6 Text-figures) . . . . . » 274-284

MASETTI ZANNINI ALESSANDRA — La successione dei fenomeni di differenziamento citosessuale nella gonade giovanile di *Helix cincta* Mull. (con Tavole XXXVII-XXXIX) . . . . » 285-296

FABBRI FERNANDO — Contributo per l'interpretazione della persistenza nucleolare durante la mitosi in *Psilotum nudum* (L.) Beauv. (con Tavole XL-XLIII e 8 figure nel testo) . . . . » 297-337

FABBRI FERNANDO — Un sonetto di Benedetto Varchi in onore di Luca Ghini . . . . . » 338

(Pubblicato il 10 Giugno 1960)